ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71
1
ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 71 (1986) № 1

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев *(зам. главного редактора)*, М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986 г.

УДК 561 (470.326) : 551.782.2

П. И. Дорофеев

О ПОЗДНЕПЛИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ СЕЛА МОИСЕЕВО НА ЮГЕ ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ

P. I. DOROFEEV. ON THE LATE PLIOCENE FLORA FROM THE MOISSEEVO VILLAGE IN THE SOUTH OF TAMBOV REGION

Палеокарпологическими исследованиями получена флора кромерского типа, содержащая реликты плиоцена, почти и совсем современные европейские роды и виды, характерные для флор ледникового типа. Сходные флоры, кроме стратотипической в Англии, в СССР известны из отложений под миндельской мореной у Гродно. По составу эти флоры отличаются от большей части известных плиоценовых флор и флор миндельских и воспроизводят особый позднеплиоценовый этап развития европейской флоры.

Разрез правого берега р. Вороны у с. Моисеево на юге Тамбовской обл. описан в двух работах (Иосифова и др., 1982; Красненков и др., 1984). Обнажение высокое, разрез сложный. Сверху здесь залегает морена, по мнению названных геологов, особая донская, отвечающая максимальному на Дону оледенению раннего плейстоцена, это какой-то среднерусский аналог кромерской морены Англии. В левой части обнажения под мореной вскрывается горянская свита, охарактеризованная фауной мелких млекопитающих, которая, по А. К. Агаджяняну, таманского типа (=нижний апшерон). В средней и правой частях обнажения под мореной залегает новохоперская свита, врезающаяся в горянскую свиту слева и в нижний мел в основании обрыва. Верхняя часть новохоперской свиты — моисеевские слои, фауна мелких млекопитающих из них тираспольского типа, т. е., по Агаджяняну, раннечетвертичная, но значительно более древняя, чем лихвинская (миндель-рисская). Нижняя часть новохоперской свиты — крутоярские слои, их фауна также тираспольская, но более древняя, чем в моисеевских слоях.

Названные геологи сопоставляют моисеевскую морену с кромерской (=лоустофтской) и относят ее к раннему плейстоцену. Подморенный же аллювий у с. Моисеево они сопоставляют с кромерскими лесными слоями и рассматривают как отложения раннеплейстоценового межледниковья. Заметим, что ранее и теперь кромерская морена сопоставляется с миндельской; подморенные лесные слои Кромера с флорой, ранее относившейся к верхнему плиоцену (Reid C., Reid E., 1915; Reid E., 1920), в новых схемах (Никифорова, 1982) относятся к раннему плейстоцену. Стратотип новохоперской свиты, к которой названные геологи относят моисеевские и крутоярские слои обнажения у с. Моисеево, происходит из подморенных отложений Новохоперска, флора которых (Никитин, Дорофеев, 1953) несомненно четвертичная и скорее миндельская, чем рисская, как ее трактует Ф. Ю. Величкевич (1982). Тот же в общем типе ледниковый облик у подморенных флор Фатьяновки на Оке (Дорофеев, 1958б) и Вышгорода на Днепре (Дорофеев, 1964), а также и у сингильских флор Прикаспия, Нижней Волги, Сарпинской низменности и Нижнего Дона (Никитин, 1933; Дорофеев, 1956а, 1958а, 1960). Отметим, что бóльшая часть геологов считают морены донских обнажений рисскими. Рисский же возраст днепровских морен никем не оспаривается. Сходство флор Фатьяновки, Новохоперска и Вышгорода не случайно, оно свидетельствует о сходстве названных разрезов в целом. Сходство же названных подморенных флор с сингиль-

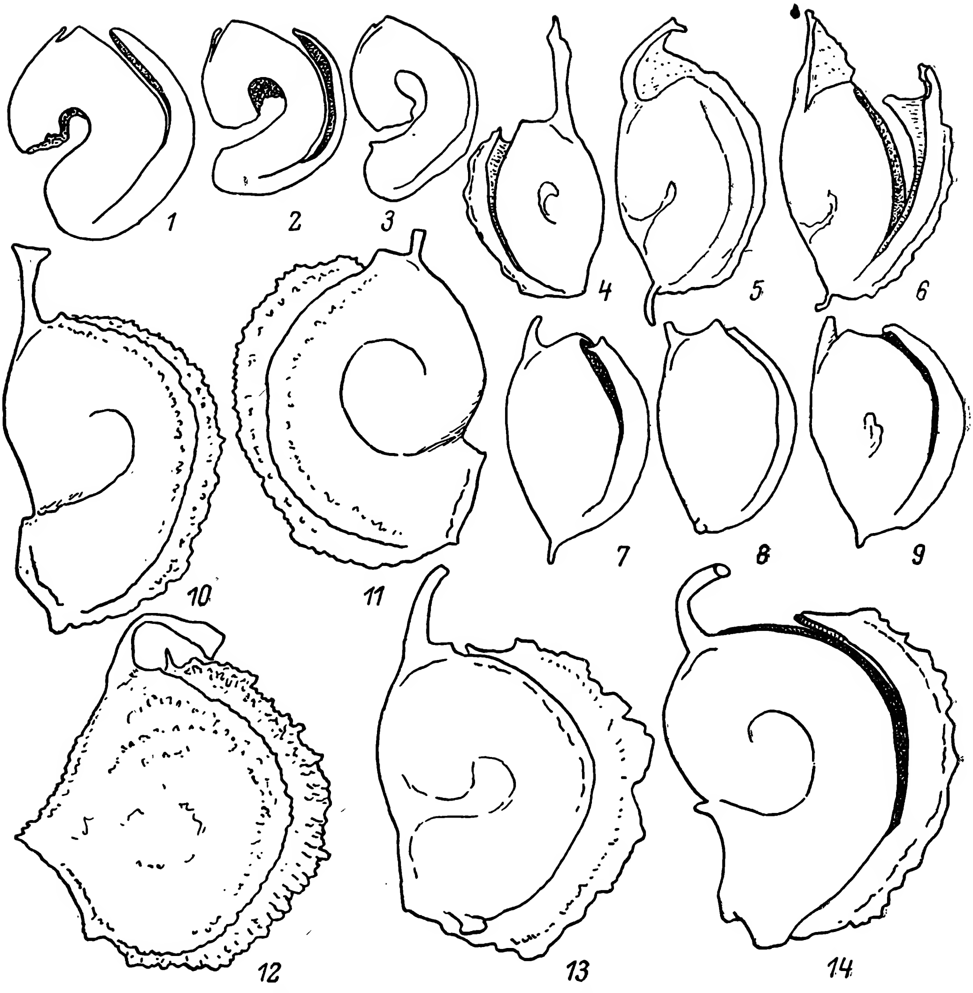


Рис. 1. Эндокарпы *Potamogeton*, ×16.

1—3 — *P. palaeodensus*; *4—9* — *P. alpinus* var. *angusticarpus*; *10*, *11* — *P. manschuriensis*; *12* — *P. pannosus*; *13*, *14* — *P. dvinensis*.

скими всего Прикаспия примечательно тем, что все эти флоры — единственные в разрезах, свидетельствующие о прохладном и более влажном климате сингильского века, который отвечает верхам бакинского яруса и отражает миндельскую эпоху. Флора Моисеево во многом сходна с названными подморенными флорами средней полосы и сингильскими Прикаспия, но старше их. Помимо немногих реликтов среднего и начала верхнего плиоцена, во флоре Моисеево представлены своеобразные позднеплиоценовые, доминдельские формы. Отличается от миндельского и более архаичный ледниковый комплекс моисеевской флоры, что свидетельствует о доминдельском, или позднеплиоценовом, по старым схемам, ее возрасте.

Отметим, что расхождения при установлении возраста пограничных плиоценово-раннечетвертичных толщ лишь частично являются чисто номенклатурными, возникшими в связи с введением новой стратиграфической единицы антропогена, к которому под названием эоплейстоцена отошел весь бывший апшерон, а под названием нижнего плейстоцена приводятся бывшие четвертичные миндель и бакинский ярус, а также и бывшие верхнеплиоценовые кромерские лесные слои Англии (Никифорова, 1982). Нижний плейстоцен схемы К. В. Никифоровой по составу неоднородный, и часть его, например чаудинские слои и лесные слои Кромера, накладывается на апшерон, являясь его аналогом. Неверно в схеме Никифоровой и сопоставление сингильских слоев, единственных в разрезах всего Прикаспия, где содержатся свидетельства ледниковой

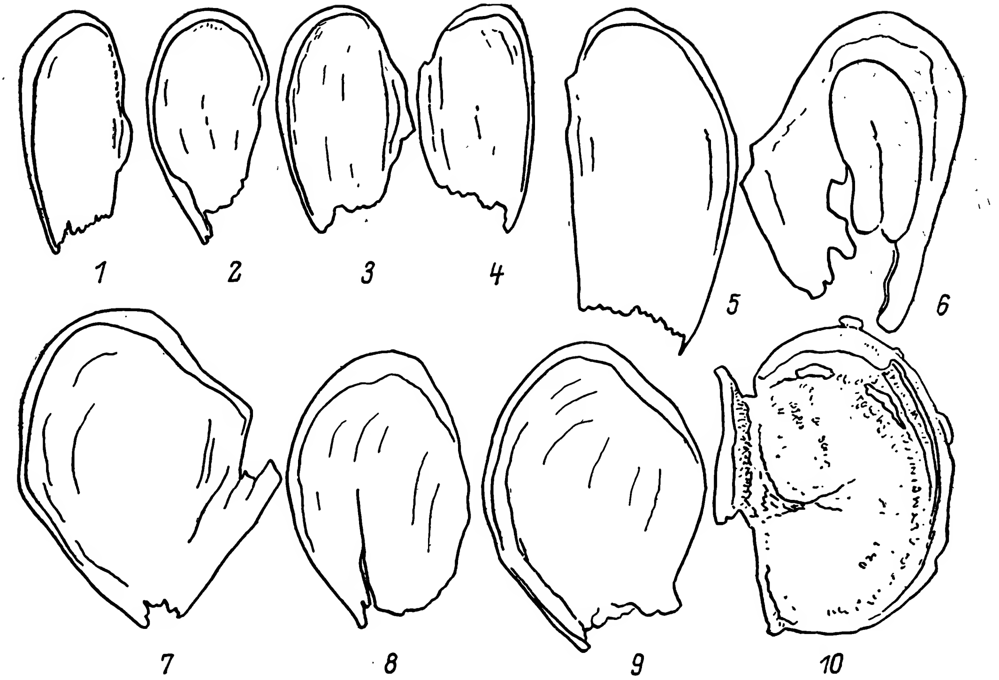


Рис. 2. Плоды *Alisma* (*1—9*) и эндокарп *Caldesia* (*10*), ×20.

1—4 — *A. minimum* Nikit.; *5* — *A. plantago-aquatica*; *6—9* — *A. gramineum*; *10* — *C. parnassifolia.*

эпохи, с наиболее яркой межледниковой толщей Лихвина. Явно омоложены в схеме Никифоровой и флоры с голландско-немецкой границы: тегеленская сопоставляется со средним-верхним акчагылом, а реверская — с нижним-средним акчагылом. Сопоставлять богатые флоры Западной Европы с более бедными среднерусскими трудно. Но к тегеленской более подходят кривоборские флоры центра России и чебеньковские Башкирии, т. е. среднеплиоценовые, доакчагыльские, а для реверской — понтические флоры Причерноморья.

Флору Моисеево автор собрал в 1981 г. Флора происходит из крутоярских слоев (горизонт 15 описания разреза в работе Красненкова и др., 1984). После повторной промывки собранной в поле растительной трухи в лаборатории из нее были выделены остатки растений, список которых я привожу.

Флора Моисеево — лесная. В ней обильно представлены *Picea* и *Pinus sylvestris*, немного остатков *Larix*, *Juniperus communis* и *J. sabina*. Только одним пучком из пяти тонких трехгранных хвоинок представлена *Pinus* e sect. *Strobus*. Из цветковых определены *Salix*, *Betula alba*, *B. humilis*, *Alnus glutinosa*, *Padus avium*, *Crataegus*, *Spiraea*, *Physocarpus*, *Rubus caesius*, *R. idaeus*, *Tilia cf. platyphyllos*. Очень интересна находка *Daphne julia*, ныне очень редкого растения центра Русской равнины и восточно-азиатских *Eleutherococcus* и *Weigela*. Представлены во флоре и небольшие кустарнички *Arctostaphylos uva-ursi* и *Empetrum nigrum*. Основу флоры составляют травы, преимущественно водные, болотные, луговые. Обильны по остаткам ныне сорные растения, в прошлом обитатели обнаженных субстратов.

Состав флоры Моисеево сложный. Выделяются три группы. Первая группа — термофильные, в основном вымершие виды с неясными или далекими связями, иногда связи более или менее устанавливаются с современными дальневосточными, североамериканскими или с европейскими, но ныне более южными или западными видами. Едва ли они вполне современные. Вторая группа — виды криофильные, современные европейские, но ныне более северные, аркто-альпийские, и третья — местные виды, иногда вымершие, близкие к современным альпийским. Но и эти основные группы неоднородны. В термофильной группе выделяются более древние, кинельские (среднеплиоценовые) виды. Это *Juniperus sabina*, *Sparganium crassum*, *Caulinia lanceolata*, *C. palaeotenuissima*, *Alisma minimum*, *Scirpus* cf. *desoulavii*, *S.* cf. *komarovii*, *S.* cf. *americanus*, *Ce-*

Salvinia natans (L.) All. var.	Много мегаспор
Azolla interglacialis Nikit.	Много мегаспор и массул
Selaginella cf. *borysthenica* Dorof. et Weliczk.	Мегаспор 100
S. selaginoides (L.) Link	» 50
Picea sp.	Много хвои
Pinus cf. *sylvestris* L.	1 чешуя, 4 семени
Pinus e sect. *Strobus*	1 укороченный побег, 3 семени
Larix sp.	3 хвоинки, 15 семян
Juniperus sabina L.	3 хвоинки
J. cf. *communis* L.	7 семян
Sparganium neglectum Beeby	Эндокарпов 1
S. crassum Nikit.	» 4
S. emersum Rehm.	Много эндокарпов
S. fusicarpum Dorof.	Эндокарпов 6
S. hyperboreum Laest.	» 1
Potamogeton cf. *crispus* L.	» 1
P. pectinatus L.	» 7
P. vaginatus Turcz.	» 11
P. filiformis Pers.	» 12
P. vaginatus×*filiformis*	Много эндокарпов
P. dvinensis Weliczk.	То же (рис. 1, *13*, *14*)
P. praelongus Wulf. var.	Эндокарпов 21
P. alpinus Balb. var. *angusticarpus* Dorof.	» 11 (рис. 1, *4—9*)
P. natans L. var.	Много эндокарпов
P. perfoliatus L. var.	То же
P. palaeodensus Dorof.	Эндокарпов 8 (рис. 1, *1—3*)
P. obtusifolius Mert. et Koch	» 35
P. cf. *manschuriensis* A. Benn.	» 7 (рис. 1, *10*, *11*)
P. manschuriensis×*compressus*	» 25
P. acutifolius Link	» 27
P. pannosus Dorof.	» 7 (рис. 1, *12*)
P. digynoides Dorof.	» 4
P. friesii Rupr.	» 12
P. pusillus L. var.	Много эндокарпов
Caulinia minor (All.) Coss. et Germ.	Семян 6
C. lanceolata C. et R. Reid	» 1
C. palaeotenuissima Dorof.	» 4
C. foveolatiformis Dorof.	» 7
C. minima Dorof.	» 5
Caldesia parnassifolia (L.) Parl.	Эндокарпов 1 (рис. 2, *10*)
Luronium natans (L.) Rafin.	» 3
Damasonium alisma Mill.	1 плодик, 2 семени
Alisma minimum Nikit.	Плода 23 (рис. 2, *1—4*)
A. plantago-aquatica L.	» 5 (рис. 2, *5*)
A. lanceolatum With.	3 семени
A. gramineum Lej.	4 плода (рис. 2, *6—9*)
Sagittaria sagittifolia L.	Семян 15
Butomus umbellatus L.	» 2
Stratiotes aloides L.	1 семя и обломки
Cyperus cf. *glomeratus* L.	Орешков 1
Scirpus cf. *desoulavii* Krecz.	» 8
S. cf. *komarovii* Rozhev.	» 3
S. cf. *americanus* Pers.	Много орешков
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	То же
E. cf. *ovata* (Roth) Roem. et Schult.	Орешков 1
Carex paucifloroides Weliczk.	» 23
C. cf. *bohemica* Schreb.	» 1
Carex sp. sp.	Много орешков
Setaria sp.	1 колосок
Aracispermum johnstrupii (Hartz) Nikit.	2 семени
Lemna trisulca L.	1 семя
Salix sp.	2 коробочки
Betula alba L.	6 чешуй, 10 орешков
B. humilis Schrank	Много плодов и чешуй
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	10 плодов
Humulus lupulus L.	4 эндокарпа
Urtica dioica L.	Плодов 5
U. platyphylla Wedd.	» 2
Pilea sp.	» 1
Thesium arvense Horbat.	» 8
Polygonum persicaria L.	» 18
P. lapathifolium L.	» 9
P. mite Schrank	» 1
P. cf. *arenaria* Waldst. et Kit.	Много плодов
Rumex graminifolius Lamb.	Плодов 8

R. acetosella L.	Плодов 1
R. aquaticus L.	» 1
R. maritimus L.	» 15
Rumex sp.	» 4
Chenopodium glaucum L.	Семян 5
Ch. album L.	» 16
Ch. polyspermum L.	» 5
Atriplex hastata L.	» 25
Salicornia europaea L.	» 2
Corispermum marschallii Stev.	Много плодов
C. orientale Lam.	4 плода
Amaranthus sp.	Семян 2
Myosoton aquaticum (L.) Moench	» 1
Cucubalus baccifer L.	» 1
Stellaria palustris Ehrh.	» 3
Minuartia cf. *taurica* (Stev.) Aschers. et Graebn.	» 6
Cerastium cf. *fischerianum* Ser.	» 3
Dianthus sp.	» 3
Nymphaea cf. *alba* L.	» 1
Nymphaea sp.	» 3
Nuphar lutea (L.) Smith	» 6
N. cf. *advena* (Soland.) R. Br.	» 1
Euryale sp.	Обломки семени
Ceratophyllum demersum L.	Плодов 6
C. submersum L.	» 3
Ranunculus auricomus L.	Много плодов
R. repens L.	Плодов 7
R. acris L.	» 1
R. sceleratus L.	Много плодов
R. sceleratoides Nikit.	1 плод
Batrachium circinatum (Sibth.) Spach	Много плодов
Batrachium sp.	То же
Thalictrum sp.	15 плодов
Rorippa sp.	Семян 9
?*Cochlearia* sp.	Семян 1
Aldrovanda dokturovskyi Dorof.	» 2
Crataegus sp.	Эндокарпов 3
Rosa sp.	» 1
Spiraea crenata L.	4 плода
Padus avium Mill.	Эндокарп 1
Rubus caesius L.	То же
R. idaeus L.	Много эндокарпов
Physocarpus cf. *intermedius* (Rydb.) Robbins.	1 семя
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	4 плода
Potentilla anserina L.	Много плодов
P. cf. *reptans* L.	Плодов 17
P. cf. *heptaphylla* L.	» 20
P. cf. *crantzii* (Crantz.) G. Beck ex Fritsch	Много плодов
Tilia e gr. *platyphylla* Scop.	2 плода
Euphorbia palustris L.	5 семян
E. esula L.	Много семян
Elatine cf. *hungarica* Moesz	Семян 2
Viola collina Bess.	» 6
V. rupestris F. W. Schmidt	» 5
V. hirta L.	» 7
Daphne julia K.-Pol.	» 4
Trapa sp.	Обломки плодов
Hippuris vulgaris L.	Много эндокарпов
Myriophyllum tambovicum Dorof.	То же
M. verticillatum L.	Эндокарпов 16
M. parvicarpum Dorof.	» 1
Eleutherococcus uralensis Dorof.	» $2^{1}/_{2}$
Cicuta virosa L.	Плодов 22
Oenanthe aquatica L.	» 9
Umbelliferae gen.	» 6
Empetrum nigrum L.	Эндокарпов 5
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	Много эндокарпов
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	Семян 2
Androsace septentrionalis L.	» 7
Trapella ambigua Dorof.	Обломки плодов
Menyanthes trifoliata L.	15 семян
Ajuga reptans L.	Плодов 1
Scutellaria galericulata L.	» 1

Stachys palustris L.	Плодов 20
Mentha arvensis L.	» 5
Lycopus pliocenicus Dorof.	» 7
L. exaltatus L.	» 5
Calamintha graveolens (Bieb.) Benth.	» 10
Linaria vulgaris L.	3 семени
Valeriana officinalis L.	7 плодов
Weigela bashkirica Dorof.	2 семени
Cirsium palustre (L.) Scop.	Плодов 4
C. bashkiricum Dorof.	» 6
Carduus nutans L.	» 1
Senecio sp.	» 1

rastium cf. *fischerianum*, *Nuphar* cf. *advena*, *Physocarpus* cf. *intermedius*, *Euryale*, *Eleutherococcus*, *Weigela*. Сюда же нужно относить и *Pinus* e sect. *Strobus*, редко встречающийся в кинельских флорах центра и востока Русской равнины. Более молодой комплекс термофильной группы унаследован от верхнеплиоценовой флоры, примерно отвечающей максимальной акчагыльской ингрессии (=средний акчагыл). Это *Azolla interglacialis*, *Selaginella borysthenica*, *Sparganium fusicarpum*, *Potamogeton digynoides*, *P.* cf. *manschuriensis*, *Carex pauci-floroides*, *Daphne julia*, *Myriophyllum parvicarpum*, *Trapella ambigua*. Часть видов (*Caulinia foveolatiformis*, *C. minima*) пока не известна ни в кинельских, ни в среднеакчагыльских флорах, но производность их от среднерусских плиоценовых или даже от сибирских верхнемиоценовых очевидна. Нет этих *Caulinia* и в плейстоценовых флорах, поэтому они характеризуют какой-то особый позднеплиоценовый, доминдельский этап развития флоры. По геологическому распространению к этим *Caulinia* близки не совсем современные *Potamogeton alpinus*, *P. praelongus*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. pusillus*. Бóльшая часть термофильного комплекса в плейстоцен не переходит и служит доказательством плиоценового возраста моисеевской флоры. К термофильной группе относятся современные европейские виды, ныне распространенные южнее или западнее: *Caldesia parnassifolia*, *Luronium natans*, *Damasonium alisma*, *Tilia* cf. *platyphyllos*. Это самые поздние представители родов, известных от миоцена и даже от олигоцена (*Caldesia*). К термофильной же группе относится и несколько видов, до сих пор не известных в плиоцене, но широко распространенных в плейстоцене от минделя до рисса. Это *Salvinia natans* var., *Potamogeton pannosus* (своеобразный вымерший вид с чертами *P. acutifolius*, *P. compressus* и *P. manschuriensis*), *P. dvinensis*, *Aldrovanda dokturovskyi*, *Myriophyllum tambovicum*. Непосредственно или через промежуточные формы эти виды связаны с плиоценовыми и более древними исходными для них формами.

Часть видов рассматриваемой флоры, приводимых под современными названиями (*Sparganium neglectum*, *Ceratophyllum submersum*, *C. demersum*, *Ranunculus sceleratoides*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton pectinatus*, *Damasonium alisma*, *Butomus umbellatus*, *Ajuga reptans*), появляется еще в позднем миоцене как в Европе, так и в Западной Сибири, затем они проходят через весь плиоцен и плейстоцен и доживают до наших дней. Коллекции остатков этих растений в некоторых случаях еще фрагментарны, но в основном эти и им подобные виды еще плохо изучены. Скорее это представители целых серий или рядов мелких разновозрастных видов, но родство их именно с названными современными видами несомненно. Во всех случаях это автохтонный элемент современной флоры. Подобных почти и совсем современных видов в плиоценовых и плейстоценовых флорах много. Все они когда-то были более термофильными, позднее пережили похолодание конца плиоцена и плейстоценовое и, несколько изменившись морфологически, биологически и по географии, перешли в современную флору, при этом сохранили не только черты морфологии своих предков, но и какую-то долю их былой термофильности.

Криофильная группа моисеевской флоры не менее пестра и разновозрастна. Здесь два вида *Selaginella*. Из них более древний *S. borysthenica*, описанный из верхнего плиоцена (=средний акчагыл) Белоруссии, но исходные для него формы известны из среднего плиоцена Башкирии и даже из верхнего миоцена Белоруссии. В типовом местонахождении *S. borysthenica* сопровождается умеренной лесной и совсем не ледниковой флорой, хотя связан этот вид с современной альпийской *S. helvetica* (L.) Spring. Мегаспоры из моисеевской коллекции незначительно отличаются от типичных: несколько мелковаты, с более короткими лучами рубца, с более ровной поверхностью, и скорее это промежуточный вид, соединяющий *S. borysthenica* и *S. helvetica*. Другой вид *S. selaginoides* к современному ближе, он появляется в доминдельских флорах, но наиболее широко расселился по Русской равнине в минделе. *S. selaginoides* — гипоарктический и горный вид, распространенный на севере Европы, Сибири, на Дальнем Востоке и в Америке. Чаще встречается в лесотундре и тундре, реже — в лесной зоне, но на юг идет до севера Ленинградской обл. и Эстонии (см. карту в работе Н. А. Миняева, 1969). Род *Selaginella* большой, разнообразный, древний, еще и ныне широко распространен по земному шару. Но северных, аркто-альпийских и альпийских видов немного, все они производные от третичных, близких к современным более южным, а оформились в плиоцене, преимущественно в верхнем, но своим присутствием во флорах ледникового типа подтверждают похолодание и большую влажность климата.

К криофильной группе мы относим *Picea*, обильно представленную во флоре Моисеево хвоей, а ныне в Тамбовской обл. отсутствующую. Род этот древний, виды его распространены широко от смешанных горных лесов на юге до более однообразной тайги на севере. Остатки *Picea* в Тамбовской обл. известны от среднего миоцена. В среднем плиоцене *Picea* известна из многих пунктов Воронежской и Липецкой областей, а в верхнем плиоцене она нередка и в Тамбовской обл. В самом конце плиоцена *Picea* продвинулась на юг дальше, а к минделю она достигла Нижней Волги, Прикаспия, Сарпинской низменности, низовьев Дона, а по Днепру — по крайней мере Канева. В южных местонахождениях остатки *Picea* не так обильны, но сопровождаются *Selaginella*, *Betula nana*, *B. humilis*, *Menyanthes trifoliata*; только в Сарпинской низменности встречена *Andromeda polifolia*. Ни одна из этих флор не воспроизводит настоящей тундры. Но только в этих флорах мы находим ныне более северные, аркто-альпийские или альпийские виды, свидетельствующие о каких-то иных по сравнению с современными степными условиях и, конечно, о похолодании.

По-видимому, одновременно с *Picea* проник на юг и *Juniperus communis*, задержавшийся местами в средней полосе до настоящего времени.

К этой же группе мы отнесем и *Larix*. Род этот также не арктический, а довольно древний, в основном горный. На Русской равнине он появляется в среднем плиоцене, более обилен в верхнем плиоцене и в это время распространен по всей средней полосе от Башкирии и Татарии до Белоруссии. Сохраняется здесь до раннего плейстоцена, встречаясь как в межледниковых, так и в ледниковых флорах. Но далеко на юг лиственница не проникала и уже с конца миндель-рисса постепенно здесь редела, а к настоящему времени сплошной в прошлом ареал ее разорвался на западноевропейскую и восточноевропейско-сибирскую части.

Sparganium hyperboreum. Ныне бореально-арктический вид, нередко встречается в средней полосе Русской равнины в плейстоценовых флорах ледникового типа. Начало же этого вида уходит в более глубокие слои. В очень близком облике эндокарп этого вида представлен в коллекции из верхнего миоцена Тиммердех-хайа на севере Якутии (Дорофеев, 1972). Флора этого местонахождения лесная и еще далеко не арктическая.

Potamogeton filiformis и *P. vaginatus* — характерные виды плейстоценовых флор ледникового типа. Виды близкие, но сборные, особенно первый, систематика их еще ожидает доработки, а география — тщательной проверки. В Европе это виды ныне более северные, приатлантические. Формировались они постепенно и сложно, через ряд промежуточных форм, отошедших от вымерших и далеких видов позднего миоцена Сибири и плиоценовых европейских. Исходных форм было много, бо̀льшая их часть вымерла еще в раннем плейстоцене, какие-то формы задержались до рисс-вюрма; только к этому времени сформировались вполне современные виды, вот эти-то слабо дифференцированные формы еще в конце плиоцена и раннем плейстоцене широко распространились по всей Русской равнине до Прикаспия, низовий Дона и Днепра. Позднее они постепенно редеют, утрачивают южные части былого ареала, но сохраняются в средней полосе до вюрма, а к настоящему времени отступили к северу.

Бо́льшая часть плодов моисеевской коллекции еще слабо дифференцирована и несет самые общие черты обоих видов, только немногие экземпляры можно уверенно отнести к какому-либо из этих двух видов. И это обстоятельство также свидетельствует о древности рассматриваемой флоры.

Betula humilis в коллекции представлена массой плодов и чешуй, очень сходных с современными. Но современные плоды и чешуи этого вида из разных мест очень изменчивы, признаки заходят к другим видам секций не только *Fruticosae*, но и *Nanae*. Плод *B. humilis* приводился из верхнего миоцена Канталя во Франции (Reid E., 1923). При некотором сходстве с современными плодами истинная принадлежность его именно этому виду все же сомнительна. Нужно отметить, что в морфологии плодов и чешуй современных видов секций *Fruticosae* и *Nanae* есть общие черты с плодами и чешуями видов секции *Costatae*. Виды секций *Betula* в этом отношении стоят более обособленно. Это обстоятельство свидетельствует о генетических связях секций *Fruticosae* и *Nanae* с секцией *Costatae*, что в какой-то мере подтверждается находкой в позднемиоценовых отложениях Якутии плодов и чешуй, соединяющих черты этих секций. В плиоцене Русской равнины близкие (небольшие, широкие) плоды и чешуи с узкими, расставленными лопастями встречаются реже. Как видно, истоки секций *Fruticosae* и *Nanae* уходят в поздний миоцен Якутии и в плиоцен Европы, но окончательно *Betula humilis* оформляется лишь в самом конце плиоцена во флорах типа рассматриваемой. В плейстоцене *B. humilis* широко, до самого юга Русской равнины, распространена в составе флор ледникового типа. *B. nana* L. появилась несколько позже — в минделе, и в составе флор ледникового типа она, как и *B. humilis*, широко расселилась в ныне степных районах Русской равнины.

Близкие к моисеевской флоры известны из нескольких мест. Это флоры из отложений под миндельской мореной у Гродно (Дорофеев, 1967; Якубовская, 1981). Флоры из скважин изучали по небольшим образцам, выявлены они слабо, но и в них представлены формы ледникового комплекса *Selaginella selaginoides*, *Potamogeton filiformis*, *P. vaginatus* и реликты плиоцена *Azolla interglacialis*, *Potamogeton sivkovensis* Dorof.

Лучше выявлена флора Шлаве в Литве (Велічкевіч, 1973), в которой присутствуют плиоценовые формы, известные в кинельских (=среднеплиоценовых) и верхнеплиоценовых (=среднеакчагыльских) флорах: *Pilularia pliocenica* Dorof., *Typha pliocenica* Dorof., *Hypericum tertiaerum* Nikit., и своеобразные, известные только из верхнего плиоцена *Salvinia aphthosa* Weliczk., *Azolla interglacialis*, *Potamogeton perforatus* Weliczk., *Myriophyllum subspicatum* Weliczk. Наиболее интересны здесь *Selaginella selaginoides* и *S. tetraedra* Weliczk., на основании которых Величкевич (1982) отнес эту флору к раннему плейстоцену. Отметим кстати, что мелкие треугольные, иногда пирамидальные мегаспоры типа *S. tetraedra* нередко встречаются среди современных и ископаемых *S. selaginoides*, более крупных, округлых, поэтому мегаспоры *S. tetraedra* скорее представляют недозрелые экземпляры *S. selaginoides*. И флора Шлаве в целом — настоящая плиоценовая.

Верхняя флора из обнажения Даумантай в Литве (Величкевич, 1977), также содержит *Azolla pseudopinnata* Nikit., *Pilularia pliocenica*, *Caulinia palaeotenuissima*, встречающиеся в кинельских и среднеакчагыльских флорах, и *Salvinia aphthosa*, *Azolla interglacialis*, *Potamogeton perforatus*, *P. praemaackianus* Weliczk., *Myriophyllum subspicatum*, характерные только для верхнего плиоцена. В этой флоре представлены *Selaginella selaginoides*, *S. helvetica*, *S. tetraedra*, *Selaginella* sp., *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton filiformis*, *P. vaginatus*, на основании которых она отнесена к раннему плейстоцену, но и эта флора также настоящая плиоценовая.

Сходные в общем типе флоры встречаются в пограничных апшерон-миндельских отложениях Куйбышевской обл., в слоях, венчающих верхний плиоцен Рязанской обл. и Татарии. Флоры эти небольшие, состав их почти четвертичный с *Selaginella selaginoides*, реже — *S. helvetica*, мелкоплодными *Betula*, поэтому в практике работы производственных лабораторий их относили к плейстоцену. Но сборы продолжались и наблюдения показывают, что это более древние, чем миндельские, флоры. Бедность флор самого конца плиоцена фиксируется и в Западной Европе. Почти четвертичный состав имеет флора Мизерни-4 в Польше (Szafer, 1954) и английские — верхняя флора Кастл Идена (Reid E., 1920a) и флора Кромера, изучавшаяся супругами С. и Е. Reid с начала века (полный список приведен в их работе, см.: Reid C., Reid E., 1915). В сводке же по плиоцену Европы Е. Reid (1920b) отнесла кромерскую флору к верхнему плиоцену. Флоры кромерского типа еще недостаточно выявлены, почти современный состав их плохо изучен, чаще приводится в виде списка, без иллюстраций, понять их трудно. Не очень ясно и их стратиграфическое положение. Несомненно, что они разновозрастны, но все размещаются в отрезке между максимальной ингрессией акчагыла (=средний акчагыл) и миндельской мореной, т. е. в основном апшеронские.

Палеоботанические данные свидетельствуют о начавшемся после среднего эоцена обеднении флоры Северной Евразии. Этот процесс шел непрерывно и в одном направлении, без резких отклонений. В течение позднего эоцена, всего олигоцена, в раннем и среднем миоцене флора средней полосы Европы, Сибири и даже Якутии хотя и менялась по составу, но повсюду оставалась довольно богатой и очень далекой от современной. Более резкое обеднение фиксируют лишь позднемиоценовые флоры, особенно мэотическая флора Одессы с темнохвойными *Picea*, *Abies*, *Tsuga*. В общем облике этой южной флоры уже немало черт от плиоценовой средней полосы Русской равнины. Все плиоценовые флоры беднее миоценовых, но ранние и наиболее долговременные флоры — понтическая (нижний плиоцен) и кинельская (средний плиоцен) — еще достаточно богаты и приближение ледниковой эпохи в их составе почти не чувствуется. Верхнеплиоценовые флоры типа дворецкой в Белоруссии (Дорофеев, Величкевич, 1971; Величкевич, 1975) и многие однотипные флоры из Воронежской, Липецкой, Тамбовской, Рязанской областей, сопоставимые с флорами зилим-васильевского горизонта Башкирии (=средний акчагыл), фиксируют лишь резкую смену по сравнению с кинельской, но остаются лесными, более богатыми по сравнению с современной среднерусской и не подходят под тип ледниковых.

Изучение позднеплиоценовых флор показывает, что истоки основных их элементов уходят в нижний-средний плиоцен, частично — даже в сибирский верхний миоцен, причем наследием третичной флоры являются не только виды термофильной группы и виды большой группы почти и совсем современных видов позднеплиоценовой флоры, но и виды криофильной группы. Изучение ископаемых растений показывает, что даже самые характерные представители криофильной группы позднеплиоценовых и плейстоценовых флор относятся к древним и в прошлом совсем неарктическим родам. Какие-то группы этих родов отклонились от типичных представителей еще где-то в позднем миоцене и раннем-среднем плиоцене, прошли длинный и сложный путь преобразований и постепенно приспособились к новым условиям более прохладной, а затем и холодной зоны. Криофильный комплекс готовился постепенно, сформировался в основных чертах еще в плиоцене и с некоторыми изменениями, а иногда и почти без них, перешел в плейстоцен. Флоры типа Моисеево, Шлаве, Даумантая и кромерские Западной Европы показывают обновление во всех группах и общее обеднение состава. Наиболее же характерно для них появление форм ледникового комплекса. По общему типу это уже ранние флоры ледниковой эпохи, начало которой уходит в плиоцен. Позднее — в минделе, риссе и вюрме — к ледниковому комплексу плиоцена добавятся новые формы, но их не так уж много.

Najadaceae

Caulinia foveolatiformis Dorof. sp. nov.

(табл. I, *16—20*)

Голотип: БИН № 608-4, табл. I, *16*

Семена 2.5—2.85×0.7—0.85 мм, продолговатые, слегка согнутые, светло-коричневые. Ячейки крупные, квадратные или прямоугольные, вдоль или поперек вытянутые, число рядов ячеек на одной стороне 7—9.

Современные семена *C. foveolata* (A. Br.) Tzvel. из Приморья 3.0—3.2× ×0.8—0.8 мм, ячейки у них крупнее, но менее глубокие, среди них больше квадратных, чем поперек вытянутых. Семя из верхнего миоцена Хапчан-хайа на Омолое в Якутии (Дорофеев, 1972) чуть короче и у́же описываемых, с более мелкими квадратными ячейками. Еще более далеки верхнемиоценовые семена *C. reticulata* Dorof. и *C. irtyshensis* Dorof. из Омской обл. (Дорофеев, 1963, 1978) и плиоценовые *C. pliocenica* Dorof. из Ростовской обл. (Дорофеев, 1966, 1978); семена этих видов и ячейки у них мельче, хотя также квадратные. Вся группа современных видов с квадратными ячейками на семенах распространена в основном в тропиках и субтропиках. Только *C. foveolata* заходит на север до Приморья, а *C. graminea* (Del.) Tzvel. — до Средней Азии.

Caulinia minima Dorof. sp. nov.

(табл. I, *12—15*)

Голотип: БИН № 608-5, табл. I, *13*.

Семена 1.7—1.95×0.5—0.7 мм, продолговато-эллиптические, на концах заостренные. Ячейки крупные, прямоугольные, вытянутые поперек оси семени, реже квадратные, расположены в 8—9 продольных рядах. Цвет светло-коричневый.

От предыдущего описываемый вид отличается более мелкими, продолговато-эллиптическими семенами и более мелкими, слегка поперек оси вытянутыми ячейками. Семена *C. pliocenica* Dorof. из Ростовской обл. (Дорофеев, 1966, 1978) несколько крупнее, более узкие, ячейки у них мельче, чаще квадратные, иногда слегка вытянутые по оси семени. Семена *C. irtyshensis* Dorof. из верхнего миоцена Омской обл. (Дорофеев, 1963, 1978) отличаются от описываемых еще более резко: ячейки у них совсем мелкие, квадратные, иногда слегка вытянутые вдоль оси семени, встречаются и шестиугольные ячейки.

Thymelaeaceae

Daphne julia K.-Pol.

(табл. II, *1—4*)

Семена 2.2—2.65×1.25—1.5 мм, грушевидные и веретеновидные, с одной плоскостью симметрии. От закругленного основания несколько эксцентрично отходит трубчатый халазовый выступ, чаще короткий, на конце кососрезанный. Верхушка суженная с перетяжкой в горлышко или без нее, самый конец с небольшим клювовидным микропилярным выступом, под ним более широкая выемка или отверстие — рубчик, ниже на боку поверхности короткий, тонкий и низкий гребень, на котором лежал проводящий пучок, шедший к халазе. Поверхность смоляно-черная, блестящая, клетки мелкие, многоугольные с запавшими до ячеек серединами, иногда с отверстием. Кожура тонкая, хрупкая, клетки косостолбчатые.

Современные семена из Курской обл. несколько крупнее (2.55—2.9×1.4—1.6 мм), халазовый выступ у них короче, верхушка толще. Семена *D. cneorum* L. (Львовская обл., Лысая Гора, сборы Виноградовой и Гладковой, 1976 г.) 2.5—2.7×1.35—1.4 мм, несколько у́же, без перетяжки у верхушки, но в остальном также сходны с ископаемыми и современными семенами *D. julia*. Семена *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. мельче (1.65—2.45×0.9—1.25 мм), более продолговатые, с резче обособленными нижней раздутой и верхней суженной частями, с закругленным основанием почти без халазового выступа, клетки поверхности значительно более крупные, округло-многоугольные. Семена других видов *Daphne* крупнее, грушевидные, узкие у южных видов или широкие, раздутые у *D. mezereum* L. и *D. kamtschatica* Maxim.

О *D. julia* и *D. sophia* Kalen. написано много. Все справедливо считали их реликтами, но *D. sophia* относили к третичным реликтам, а *D. julia*, а также *Androsace villosa* L., *Schiwereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC. и другие виды — к группе сниженных альпийцев. К настоящему времени споры по проблеме среднерусских горных боров, поднятой еще Д. И. Литвиновым (1902), утихли. Более или менее выяснено, что и третичные реликты, и сниженные альпийцы широко распространены по меловым горам и в степи бассейна Дона, что эти растения не производят впечатления вымирающих, а вполне жизненны и даже активны, что те и другие, будучи архаичными по морфологии, экологии и географии, являются наследием доледниковой, третичной флоры (Виноградов, Голицын, 1963). И раньше Б. М. Козо-Полянский (1931) писал, что сообщества сниженных альпийцев напоминают группировки по верхней границе хвойного леса в горах, отчасти — и растительность типа крымской яйлы, поэтому нет оснований считать современные группировки центра Русской равнины с ее загадочными растениями и горными борами на мелах реликтовыми ледникового периода и (самое главное), что растительность ледниковой эпохи здесь в центре России якобы была альпийской. Проблема горных боров, сниженных альпийцев тесно связана с проблемами высокогорной и аркто-альпийской флор, и все они, как и проблема плейстоценовой флоры, еще очень далеки от решения, поэтому мы остановимся лишь на фактических данных по истории среднерусских *Daphne*.

Семена родов сем. *Thymelaeaceae* небольшие и средней величины, узкие, веретеновидные или широкие, яйцевидные и эллипсоидальные, кожура у всех тонкая, хрупкая, поэтому в ископаемом состоянии целые семена встречаются редко, обломки же довольно обычны. Роды по семенам различаются трудно, хотя принадлежность семейству даже обломков устанавливается легко. Семена самых ранних *Thymelaeaceae* из эоцена Англии с почти тропической флорой индо-малайского типа узкие, довольно крупные и скорее принадлежат каким-то вымершим родам. В моих коллекциях из олигоцена Западного Казахстана, Томской обл. и низовий Колымы имеются лишь половинки продольно расколовшихся семян. Флоры этих местонахождений теплоумеренные, еще довольно богатые и все остатки скорее принадлежат вымершим видам *Daphne*, связанным с современными южными. Из среднего миоцена Пфальца ФРГ описаны семена *Wikstroemia prima* Gregor (1978), а из плиоцена Эльзаса Франции описана *W. thomsonii* Geisert et Gregor (1981). Из среднего плиоцена Воронежской обл. П. А. Никитин (1957) описал *Daphne caucasica* Pall. Семя того же типа приводится из среднего плиоцена Татарии (Дорофеев, 1956б). В моих коллекциях из среднего плиоцена Воронежской, Липецкой, Тамбовской, Рязанской областей и Татарии имеются обломки крупных семян, реже — и целые семена, похожие на семена *D. caucasica* и *D. taurica* Kotov; возможно, среди них есть и семена *D. sophia*. Последняя обычно сближается и даже объединяется с *D. altaica* Pall., хотя это разные виды, связанные с крымско-кавказскими и средиземноморскими. Коллекции еще небольшие, окончательные выводы по ним делать трудно. Но палеоботанические данные свидетельствуют о том, что в среднем плиоцене близкие ко всем названным видам *Daphne* были распространены в средней полосе Русской равнины гораздо шире, а флора этого времени была богаче современной, хотя совсем умеренной. *D. julia* появляется позже — в верхнем плиоцене. Пока известны две находки: Шехмань, в 67 км на юго-запад от Тамбова, и описываемая из Моисеево. Флора Шехмани отвечает максимальной ингрессии акчагыла (=средний акчагыл), флора Моисеево моложе, примерно апшеронская, во всяком случае доминдельская, поэтому и *D. julia* — также реликт верхнего плиоцена. Но появление *D. julia* все же связано с обеднением среднерусской флоры, еще малозаметным в шехманскую эпоху, флора которой еще сохраняла немало настоящих плиоценовых реликтов, и более существенным в моисеевское время, когда появились основные элементы флор ледникового типа: близкие к альпийской и аркто-альпийской *Selaginella*, *Betula humilis* и др., поэтому в какой-то степени правы и те ботаники, которые относили *Daphne julia* к группе сниженных альпийцев, так как она сопровождается ими в ископаемых флорах. Но для большей части характерных представителей флор ледникового типа уже установлено, что вышли они из широко распространенных в третичное время родов. Не являются исключением и виды *Daphne* нашей флоры — как более редкие *D. julia*, *D. altaica*, теснее связанные с южными видами, так и более обособленные от южных, ныне самые северные *D. mezereum* и *D. kamtschatica*. Все они — трансформированное наследие третичной флоры, сохранившееся не только в средней полосе и на юге, но и в таежной зоне подобно многим представителям вересковых, грушанковых, орхидных и др.

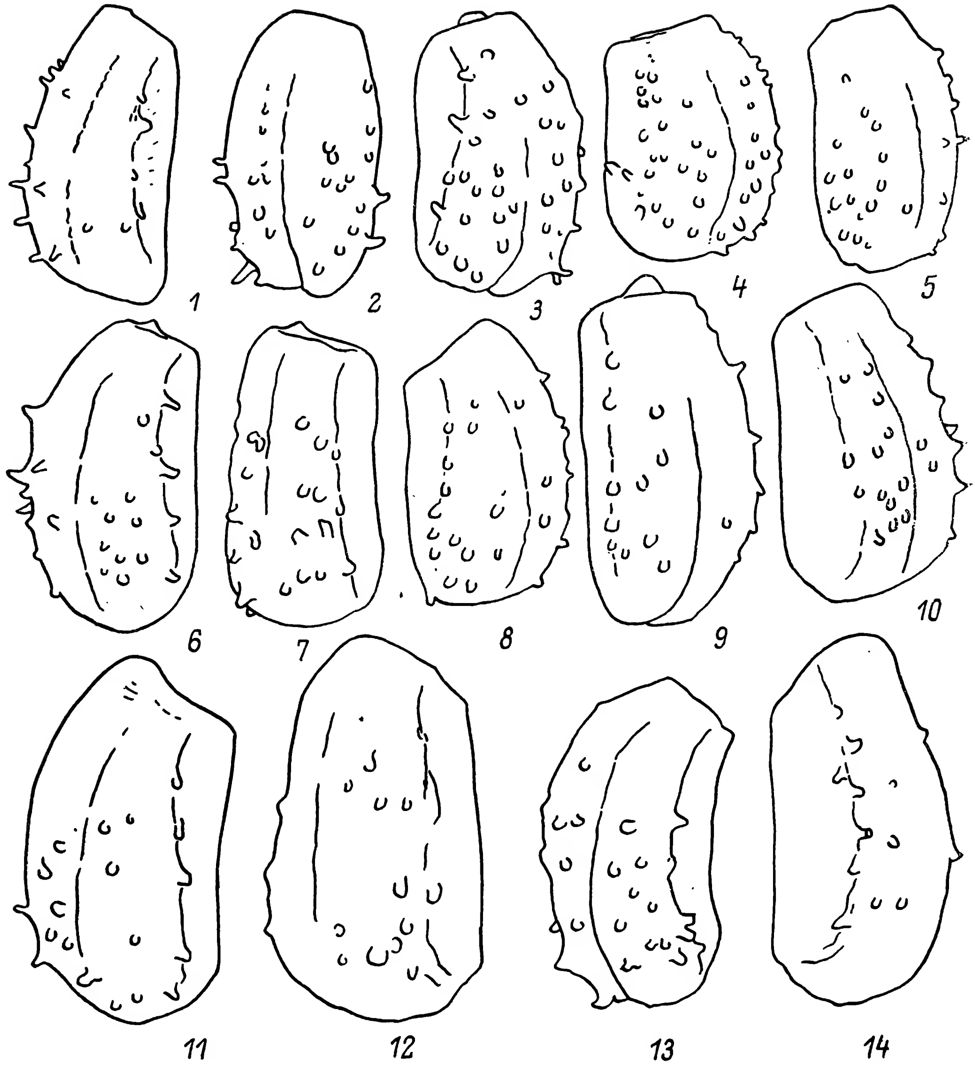


Рис. 3. Эндокарпы *Myriophyllum tambovicum* (*1—14*) (×20).

Haloragaceae

Myriophyllum tambovicum Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *1—14*)

Голотип: БИН № 608-3, рис. 3, *6*.

Эндокарпы 1.65—2.6×0.85—1.45 мм, продолговатые и короткие, слегка согнутые. Верхушка слабо сужена, срез косой, край у спинки иногда слегка оттянут в ушко. Брюшко сжатое, халазовый выступ небольшой, направлен горизонтально или вниз. Перегиб от боков к спинке сглаженный. Спинка широкая, слабовыпуклая и почти плоская. Бугорки средней величины и мелкие, редко крупные, тупые, сосцевидные и островатые, расположенные в 4—6 рядах почти по всей спинке, но более обильные в нижней половине, иногда заходят на бока. Стенки толстые, деревянистые.

Описываемые эндокарпы близки к современным *M. spicatum* L., но более разнообразны по форме, с обильными, нередко и островатыми бугорками, беспорядочно расположенными почти по всей спинке. У современного же бугорки редкие, иногда почти отсутствуют и располагаются в 2—4 ряда.

ЛИТЕРАТУРА

Велічкевіч Ф. Ю. Новыя даныя аб флоры разрэзу Шлаве бліз г. Анікшчай у Літоускай ССР. — Весці Акадэміі навук БССР, 1973, № 5, с. 43—51. — *Величкевич Ф. Ю.* Новые данные о флоре д. Дворец на Днепре. — В кн.: Стратиграфия и палеогеография антропогена. Минск: Наука и техника, 1975, с. 110—133. — *Величкевич Ф. Ю.* О верхнеплиоценовых и нижнечетвертичных флорах Восточно-Европейской равнины. — В кн.: О границе между неогеном и антропогеном. Минск: Наука и техника, 1977, с. 251—269. — *Величкевич Ф. Ю.* Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1982. 208 с. — *Виноградов Н. П.*, *Голицын С. В.* К истории флоры сниженных альп Средне-Русской возвышенности. — В кн.: Матер. по истории флоры и раст. СССР, 1963, вып. 4, с. 426—437. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Нижней Волги и Ахтубы. — Бот. журн., 1956а, т. 41, № 6, с. 810—829. — *Дорофеев П. И.* О плиоценовой флоре Нижней Камы. — В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956б, с. 171—181. — *Дорофеев П. И.* Некоторые итоги изучения плейстоценовых флор юго-востока европейской части СССР. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1958а, № 22, с. 24—45. — *Дорофеев П. И.* О раннечетвертичной флоре у д. Фатьяновки на Оке. — Бот. журн., 1958б, т. 43, № 7, с. 1034—1039. — *Дорофеев П. И.* Плейстоценовые флоры Северного Прикаспия. — В кн.: Вопр. геол. Вост. окраины Русск. платформы и Ю. Урала. Вып. 5. Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1960, с. 95—106. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 343 с. — *Дорофеев П. И.* О плейстоценовой флоре с. Вышгород на Днепре. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 8, с. 1093—1100. — *Дорофеев П. И.* Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. Л.: Наука, 1966. 88 с. — *Дорофеев П. И.* О плиоценовой флоре Белоруссии. — В кн.: Нижний плейстоцен ледниковых районов Русской равнины. М.: Наука, 1967, с. 92—110. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры бассейна р. Омолоя. — В кн.: История флоры и раст. Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 41—112. — *Дорофеев П. И.* К систематике неогеновых *Caulinia* Willd. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 8, с. 1089—1101. — *Дорофеев П. И.*, *Величкевич Ф. Ю.* О позднеплиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре. — ДАН СССР, 1971, т. 200, № 5, с. 1173—1176. — *Иосифова Ю. И.*, *Красненков Р. В.*, *Шулешкина Е. А.*, *Либерман Ю. Н.* Опорный разрез нижнего плейстоцена у г. Мучкап на р. Вороне и проблема возраста и количества оледенений бассейна Верхнего Дона. — В кн.: Пограничные горизонты неогена и антропогена территории КМА и Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1982, с. 51—66. — *Козо-Полянский Б. М.* В стране живых ископаемых. М.: Учпедгиз, 1931. 184 с. — *Красненков Р. В.*, *Иосифова Ю. И.*, *Шулешкина Е. А.*, *Абрамсон Н. А.* Моисеево. — В кн.: Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1984, с. 26—37. — *Литвинов Д. И.* О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. — Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1902, вып. 1, с. 76—109. — *Миняев Н. А.* Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969, с. 34—46. — *Никитин П. А.* Четвертичные флоры Низового Поволжья. — В кн.: Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1933, № 3, с. 65—121. — *Никитин П. А.* Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 200 с. — *Никитин П. А.*, *Дорофеев П. И.* Четвертичная флора района г. Новохоперска. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1953, № 17, с. 22—23. — *Никифорова К. В.* Стратиграфическое расчленение и корреляция верхнеплиоценовых и четвертичных отложений. — В кн.: Проблемы геологии и истории четвертичного периода (антропоген). М.: Наука, 1982, с. 36—88. — *Якубовская Т. В.* Особенность семенных флор сивковской свиты. — ДАН БССР, 1981, т. 25, № 5, с. 456—459. — *Geisert F.*, *Gregor H.-J.* Einige interessante und neue sommergrüne Pflanzenelemente aus dem Elsässer Pliozän. — Mitt. Bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschütz, Freiburg im Breisgau: 1981, N. F., 12, N 3/4, S. 233—239. — *Gregor H. J.* Die miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfalzer Braunkohle. — Palaeontographica, 1978, B., N 167, Stuttgart, S. 1—6, 9—103. — *Reid C.*, *Reid E. M.* The Pliocene floras of the Deutch-Prussian border. — Mededeel. Rijksopsporing Delfstoffen, Hague, 1915, N 6, p. 178. — *Reid E. M.* Two Preglacial floras from Castle Eden. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1920a, vol. 76, part 2, p. 104—144. — *Reid E. M.* A comparative review of Pliocene floras, based on the study of fossil seeds. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1920b, vol. 76, part 2, p. 145—161. — *Reid E. M.* Nouvelles recherches sur les graines du pliocène inferieur du Pont-de Gail (Cantal). — Bul. Soc. Geol. France, 1923, 4 sér., t. 23, p. 308—355. — *Szafer W.* Plioceńska flora okolic Czorstyna i jej stosunek do Plejstocenu. — Prace Inst. Geol., 1954, t. II, Warszawa, p. 238.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 V 1985.

SUMMARY

The flora of Cromerian-type was obtained as a result of paleocarpological investigation of submorainian beds. Flora contains some Pliocene relicts, many of almost or entirely modern European species and some members of floras of glacial-type. Similar floras are known from beds covered by Mindel moraine near the town of Grodno. Pre-Mindelian floras differ from the Early-Quaternary (Mindelian, Singhilian) one and reproduced a particular stage in the Late Pliocene history of the flora Middle-Russia.

УДК 581.9 : 551.782.2 (430.2)

Х. Д. Кальке, В. В. Украинцева

ПОЗДНЕПЛИОЦЕНОВАЯ ФЛОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ФАУНА ЮГА ТЮРИНГИИ (ОКРУГ ЗУЛЬ, ГДР)

H. D. KAHLKE, V. V. UKRAINTSEVA. LATE PLIOCENE FLORA, VEGETATION AND FAUNA FROM THE SOUTH OF THÜRINGEN (ZUHL DISTRICT)

Приведены результаты изучения геологии, фауны и флоры стратотипического местонахождения Кальтензундхайм, округ Зуль, ГДР. Для биостратиграфической корреляции среди других видов фауны этого местонахождения наиболее важным является гребнезубый мастодонт Mammut (Zygolophodon) borsoni (Hays), который, как теперь известно, не переходил границы неоген-четвертичного периода. Палинологические данные свидетельствуют, что в период формирования отложений, синхронных времени захоронения фауны, во флоре и в растительном покрове района исследования преобладали различные виды елей и темнохвойных сосен. Вероятно, на положении реликтов произрастали *Tsuga canadensis* и *T. diversifolia*, а также теплолюбивые широколиственные породы, как *Carya* sp., *Pterocarya* sp., *Eucommia* sp., *Carpinus betulus*, *Carpinus* cf. *orientalis*, *Fagus sylvestris*, *Fagus* sp., *Tilia platyphyllos*; пыльца этих растений встречалась в небольшом количестве, но постоянно. Лианы *Parthenocissus quinquifolia* и *Vitis* cf. *sylvestris*, пыльца которых представлена единичными зернами, также существовали уже как реликты.

Соотношение автохтонных (72 %) и экзотических (28 %) элементов во флоре местонахождения Кальтензундхайм свидетельствует, что эта флора в ряду ныне известных в Европе плиоцен-плейстоценовых флор является переходной; хотя она сильно обеднена, но все же это плиоценовая флора — флора переломного этапа в развитии плиоценовых флор Европы.

Открытие долин у дер. Кальтензундхайм, округ Зуль, ГДР (Геологическая карта, приложение № 184, лист Tann) относится к недавнему времени. Геологическим картированием этого района в 1912 г. (Haack, 1912) ни древние, ни современные долины установлены не были.

В конце 1957 г. при прокладке траншеи водопровода была пересечена первая долина (долина I). В связи с этими работами были обнаружены плохо сохранившиеся остатки гребнезубого мастодонта Mammut (Zygolophodon) borsoni (Hays). В последующие годы исследования были расширены (в 1958 — F. Schaarschmidt; в 1962—1968 — G. Böhme; в 1975—1979 — Институт четвертичной палеонтологии, г. Веймар); в результате в пределах этой территории были выявлены еще три долины. К настоящему времени только в долине I у Кальтензундхайма предприняты палеонтологические раскопки.

Долины окрестностей дер. Кальтензундхайм (вблизи города Мейнинген, рис. 1) располагаются у подошвы триасовых известняков (ракушечников). Бурение показало, что более молодые отложения, выполняющие древние долины, в общих чертах повторяют корытообразную форму древних долин; углы крутизны склонов последних варьируют от 35 до 70°.

Согласно G. Böhme (1968) и недавним наблюдениям Х. Д. Кальке, стратиграфическая последовательность отложений, выполняющих долину I у дер. Кальтензундхайм, следующая: в 0.3—0.7 м ниже карниза, сложенного из более или менее разрушенных триасовых известняков, образующих борта долины, и серовато-коричневых глин с отдельными гальками базальтов и другим обломочным материалом, прослеживаются ненарушенные отложения, выполняющие понижения воронкообразного характера. В пелитах этих «воронок» встречаются отдельные глыбы известняков, которые откололись от стен вышележащих ракушечников, редкие гальки базальтов, туфов и железисто-марганцевых конкреций. Относительно быстрое заполнение позднеплиоценовых долин тонким

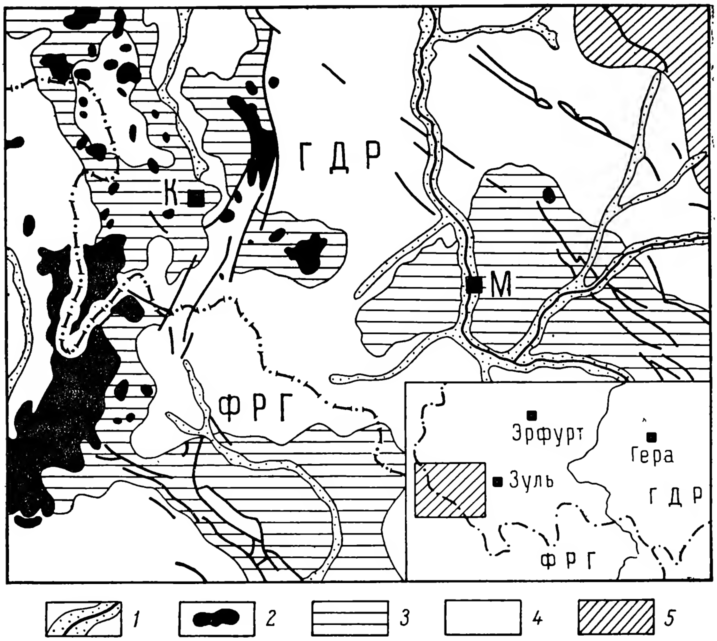


Рис. 1. Схематическая геологическая карта окрестностей дер. Кальтензундхайм (*К*) близ Мейнингена (*М*).

1 — отложения голоцена, 2 — базальты поздненеогенового возраста, 3 — триасовые известняки, 4 — триасовые песчаники, 5 — палеозой. *На врезке* — карта-схема, показывающая местоположение стратотипического местонахождения Кальтензундхайм (*заштриховано*).

обломочным и органическим материалами предотвратило интенсивное разрушение бортов долин, сложенных известняками. В нижней части отложений, выполняющих долину, преобладают темно-серые, тонкослоистые, пахнущие сероводородом горизонты пелитов. Выше них залегают слои красновато-коричневых жирных глин мощностью 1.0—1.3 м; эти глины являются также тонкослоистыми, что указывает на непрерывность осадконакопления в долине.

В начале 1958 г., после того как в траншее водопровода были найдены остатки гребнезубого мастодонта Mammut (Zygolophodon) borsoni (Hays), начались раскопки, в результате которых был обнаружен полный скелет этого животного (Kahlke, 1959). Скелет был найден в более или менее правильной анатомической последовательности, только позвоночник и передние конечности были несколько смещены. Мелкие и не очень тяжелые элементы скелета (позвонки и ребра) были найдены в верхней толще отложений, главным образом в красновато-коричневых глинах, тогда как более тяжелые — череп с тяжелыми бивнями, кости конечностей и тазового пояса — оказались немного смещенными по крутому склону долины. Животное лежало на спине, и его череп был направлен к внешнему борту долины. При прокладке траншеи водопровода череп был разрушен.

При последующих раскопках Böhme (в 1962—1968 гг.) около скелета мастодонта были найдены два более или менее полных скелета вымерших оленей Pliocervine (Böhme, 1963), части скелета зайца Hypolagus, отдельные кости земноводных и рыб. Наконец, в 1975—1979 гг. дальнейшими раскопками Института четвертичной палеонтологии г. Веймара на восточном склоне долины были обнаружены скелет другого гребнезубого мастодонта (рис. 2, 3) и еще один более или менее сохранившийся скелет Pliocervine cervid. Скелет мастодонта был найден в ненарушенном состоянии in situ, в положении, аналогичном первому. Кости его конечностей были немного выше костей позвоночника. Крупные и тяжелые кости, как и череп, были частично погружены в нижележащие темно-серые болотистые отложения; только крупные бивни, еще находившиеся в альвеолах, были найдены в более прямом положении. Как и у первого скелета, череп второго был ориентирован к внешнему борту долины.

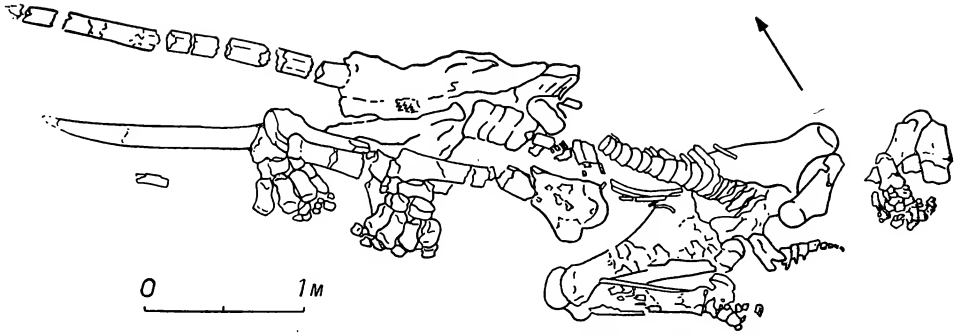


Рис. 2. Mammut (Zygolophodon) borzoni (Hays) II (IQW, 1977). Кальтензундхайм, округ Зуль, ГДР.

Ископаемая фауна, насколько теперь известно, включает Esox lucius Linnaeus, Mammut (Zygolophodon) borsoni (Hays), Pliocervine cervid, Metacervocerus, Hypolagus sp., Rana sp., Bufo sp.

Для слоев, вмещающих фауну, палеомагнитными исследованиями (Wiegank, 1981) установлена положительная полярность (положение внутри эпохи Гаусса).

Для установления возраста отложений, вмещающих остатки перечисленных выше ископаемых животных, и биостратиграфической корреляции гребнезубый мастодонт является наиболее важным среди других представителей фауны. Насколько известно, в Центральной Европе гребнезубый мастодонт не переходил границы неоген-четвертичного периода (Kahlke, 1977),[1] поэтому наиболее вероятным является верхнеплиоценовый возраст отложений, выполняющих долину в окрестностях дер. Кальтензундхайм, что согласуется с палеомагнитными данными F. Wiegank (1981).

Приведенные ниже результаты палинологического изучения отложений, вмещающих фауну, также подтверждают этот вывод.

Во время препарирования черепа гребнезубого мастодонта (см. рис. 2, 3) в Институте четвертичной палеонтологии г. Веймара из ротовой полости была отобрана проба — темно-серые, местами до черных со следами ожелезнения пелиты. Тщательный визуальный просмотр этой пробы показал, что в ней содержатся остатки растений. Часть отобранной пробы весом около 300 г была использована для палинологического анализа, а другая — весом не менее 600 г была размочена в воде и промыта на сите с диаметром ячей 0.2 мм. В полученном из этой пробы детрите, просмотренном под бинокулярной лупой, обнаружено шесть плодиков более или менее хорошей сохранности, принадлежащих сем. *Vitaceae* (*Vitis* sp. sp.); 10 семян других пока неизвестных растений; одна целая хвоя и еще четыре более или менее крупных фрагментов хвои; один шип, вероятно, принадлежащий розе.

Проба оказалась довольно обильно насыщенной пыльцой и спорами хорошей сохранности. Состав палинофлоры выявлен на основании изучения 20 препаратов, которые хранятся в настоящее время в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Процентные соотношения пыльцы и спор в составе палинофлоры установлены в результате палинологического анализа, выполненного по пяти препаратам — 273-1, 273-4, 5, 273-11, 12. Ввиду того что переотложенные из более древних (триасовых) отложений спороморфы (*Azonotriletes*, *Zonotriletes*, *Coniferales*) встречаются спорадически, состав автохтонной пыльцевой флоры практически не искажен, что очень важно для палеоботанических реконструкций и биостратиграфической корреляции.

Проведенные исследования показали, что в составе флоры доминирует пыльца деревьев и кустарников, составляющая 73 % от суммы всех подсчитанных форм. Споры папоротников (*Pteridophyta*), зеленых (*Bryales*) и сфагновых (*Sphagnum*) мхов составляют 20.4 %. На долю пыльцы травянистых растений приходится лишь 6.6 %. Господствующее положение в составе палинофлоры

---

[1] Согласно рекомендациям INQUA/IGCP Комиссий, приблизительно 1.8 млн. лет назад.

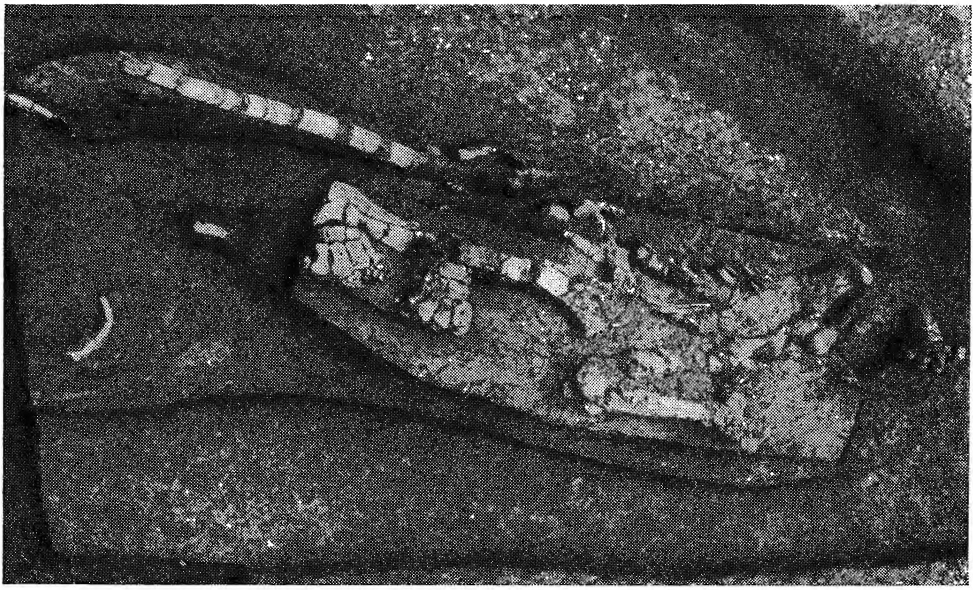


Рис. 3. Mammut (Zygolophodon) borzoni (Hays) II (IQW, 1977). Фот. Х. Д. Кальке.

принадлежит пыльце хвойных деревьев (62.0 %), которая представлена не менее чем пятью родами — *Abies*, *Larix*, *Tsuga*, *Picea*, *Pinus*. Среди хвойных явно преобладает пыльца елей, на долю которой приходится 28.5 %, причем несомненно доминирует пыльца видов секции *Picea* Willk. — *P. abies* (табл. I, *2*), *Picea* sp. sp., спорадически встречается пыльца *P. omorica* (табл. I, *1*) и *Picea* sp., принадлежащая также секции *Omorica* Willk. Второе место принадлежит пыльце сосен (24.2 %). Примечательно, что преобладает пыльца темнохвойных сосен из секции *Cembra* Shaw — *Pinus cembra* s. l. (табл. 1, *5*), *Pinus* sp. sp. Спорадически встречена пыльца, которая может быть предварительно идентифицирована как пыльца *Pinus* cf. *spinosa* (табл. I, *4*).[2] Пыльца сосен из подрода *Diploxylon* — *Pinus* cf. *sylvestris*, *Pinus* sp. — встречается в небольшом количестве. Отмечены единичные пыльцевые зерна, принадлежащие двум видам тсуг — *Tsuga canadensis* (табл. II, *1*) и *T. diversifolia* (табл. II, *2*). Зарегистрировано одно пыльцевое зерно типа *Taxodiaceae—Cupressaceae* (?) (табл. I, *6*, *7*). Пыльца лиственных пород и кустарников составляет 11 %, причем на долю теплолюбивых деревьев, произрастающих на относительно сухих почвах, — *Carpinus betulus*, *C. orientalis*-type, *Tilia platyphyllos*, *Tilia* sp., *Eucommia* cf. *ulmoides*, *Fagus sylvatica*, *Fagus* sp., *Quercus* cf. *robur*, *Quercus* sp., *Ulmus* sp., приходится 6.1 %. При этом пыльца *Carpinus*, *Quercus* и *Tilia* составляет 2.0, 1.7 и 1.2 % соответственно, а *Fagus*, *Ulmus* и *Eucommia* (табл. II, *7*, *8*) представлена единичными зернами. Обнаружено одно пыльцевое зерно *Magnolia* cf. *grandiflora* (табл. II, *6*). Пыльца теплолюбивых деревьев, произрастающих на относительно влажных почвах, — *Carya* sp. (табл. II, *3*, *4*), *Pterocarya* sp. (табл. II, *5*), *Populus* sp., представлена также единичными зернами. Пыльцевые зерна берез *Betula* sp. ex sect. *Betula*, *Betula* sp. ex sect. *Fruticosae* и ольхи *Alnus* sp. (табл. III, *10*, *11*) встречались спорадически. Отмечены единичные пыльцевые зерна кустарников *Diervilla* cf. *japonica* (табл. III, *7*, *8*), *Weigela* sp., а также лиан *Vitis sylvestris* (табл. II, *13*) и *Parthenocissus quinquifolia* (табл. II, *14*, *15*). Пыльца вересковых встречалась очень редко.

Хотя пыльцы трав мало, но она принадлежит растениям разных экологических групп. Водные и прибрежно-водные растения представлены пыльцой *Brasenia purpurea* (табл. III, *14*) (два пыльцевых зерна), *Marsilea* sp. (одна мегаспора), а также пыльцой *Cyperaceae*, которая встречалась редко.

---

[2] Хвою, шишки, семена и пыльцу *P. spinosa* Herbst. определил D. Mai (1965) из плиоценовых (реверских) отложений у Кранишфельда, Южная Тюрингия.

Споры лесных папоротников и плауновых (табл. IV) составили в сумме 11.7 %, причем споры *Osmunda cinnamotea*, *Lycopodium* sp., *Huperzia* (*Lycopodium*) *arctica*, *Selaginella selaginoides* встречались спорадически, составив в сумме лишь 3.0 %. Споры зеленых мхов (*Bryales* sp. sp.) и сфагнов (*Sphagnum* sp. sp.) представлены в равных количествах, составляя по 5.0 % соответственно. На долю спор хвощей (*Equisetum* sp. sp.) приходится лишь 1.7 %.

Обилие во флоре пыльцы хвойных дает основание полагать, что в период формирования отложений, вмещающих остатки перечисленных выше животных, в том числе такого показательного вида, как Mammut (Zygolophodon) borsoni, в окрестностях современного Кальтензундхайма были распространены хвойные и смешанные леса: еловые, сосновые, широколиственно-сосновые, широколиственно-еловые с небольшой примесью мелколиственных пород. Широколиственные леса, судя по небольшому количеству пыльцы широколиственных пород в составе палинофлоры, в растительном покрове этого района большой роли не играли. Если воспользоваться поправочными коэффициентами, установленными Якобом в Тарандском лесничестве близ Дрездена, для ели 1 : 2, для сосны 4 : 1, для бука 1 : 3, выражающими отношение выпадающей пыльцы к фактическому участию соответствующих древесных пород в древостоях (Jacob, 1958; цит. по: Сукачев, 1962), то можно оценить с определенной степенью достоверности участие указанных выше основных древесных пород в составе лесных ценозов того периода. Вне всякого сомнения эдификаторами были ели из секции *Picea* (*P. abies*, *Picea* sp. sp.); ели из секции *Omorica* большой роли в составе лесов не играли, судя по доле их участия в составе «пыльцевого дождя» того времени. На фактическое участие елей в составе лесных ценозов в общем приходилось не менее 57 %, тогда как фактическое участие различных видов сосен (*Pinus cembra*, *Pinus* sp. sp., *Pinus* cf. *sylvestris*) не превышало, вероятно, 6 %. В их состав входили, но, вероятно, уже на положении реликтов *Tsuga canadensis*, *Ts. diversifolia*, некоторые виды темнохвойных сосен. Во втором ярусе произрастали грабы *Carpinus betulus*, *Carpinus* cf. *orientalis*, буки *Fagus sylvatica*, *Fagus* sp., липы *Tilia platyphyllos* и *Tilia* sp., вяз *Ulmus* sp., дубы *Quercus* sp., *Quercus* cf. *robur*. В подходящих эдафических условиях росли *Eucommia ulmoides*, *Carya* sp., *Pterocarya* sp. В состав подлеска входили кустарники *Diervilla* cf. *japonica*, *Weigela* sp. В придолинных лесах встречались лианы *Vitis sylvestris* и *Parthenocissus quinquifolia*. Доминирующая роль в травянистом ярусе принадлежала папоротникам из сем. *Polypodiaceae* и разнотравью. Изредка встречались *Lycopodium* cf. *annotinum*, *Huperzia arctica*, *Selaginella selaginoides*. Присутствие во флоре последних двух видов мы склонны рассматривать как показатель инвазии северных элементов во флору Центральной Европы вследствие позднеплиоценового похолодания климата.

Ниже в систематическом порядке приведен установленный по пыльце и спорам состав ископаемой флоры, существование которой отвечало по времени периоду седиментации верхнеплиоценовых отложений в районе исследования.

В приведенном списке основная роль, как нами установлено, принадлежит тем растениям, которые и ныне произрастают в районе исследования или в других сопредельных территориях Европы (Meusel, 1943; Atlas florae Europaeae, 1972, 1973); это автохтонный элемент ископаемой флоры в понимании W. Szafer (1946). На его долю приходится 59 названий растений ранга вида, рода и семейства, или 72 % от установленных в составе флоры таксонов. Названия 23 растений (28.0 % от всего состава флоры) оказались чуждыми современной флоре района исследования и других районов Европы. Это экзотический элемент (восточно-азиатский, североамериканский, балкано-колхидский) ископаемой флоры[3] в понимании W. Szafer. Судя по небольшой роли пыльцы растений-экзотов в пыльцевом дожде, синхронном времени седиментации отложений, вмещающих фауну, в составе флоры того периода эти растения уже существовали на положении реликтов и не играли большой роли в растительном покрове района исследования.

---

[3] В списке помечены знаком $^+$.

Bryophyta

1. *Anthoceros* sp.
2. *Bryales* sp. sp.
3. *Sphagnum* sp.$_1$
4. *Sphagnum* sp.$_2$
5. *Sphagnum* sp.$_3$

Pteridophyta

6. *Botrychium* sp.
7. *Ophioglossum* sp.
8. *Osmunda cinnamomea* L.
+9. *Cryptogramma* sp.
10. *Polystichum* sp.
11. *Athyrium* sp.
12. *Cystopteris* cf. fragilis (L.) Bernh.
13. *Cystopteris* sp.
+14. *Woodsia* cf. *manchuriensis* Hook.
15. *Dryopteridaceae* gen.
16. *Polypodium* sp.
17. *Polypodiaceae* gen.
18. *Marsilea* sp.
19. *Equisetum* sp. sp.
20. *Huperzia arctica* (Tolm.) Sipl. (=*Lycopodium selago* L. subsp. *arcticum* Tolm.)
21. *Selaginella selaginoides* L.
22. *Sporites* sp.

Gymnospermae

23. *Abies* sp.
+24. *Tsuga canadensis* (L.) Carr.
+25. *T. diversifolia* Mast.
26. *Picea abies* (L.) Karst.
27. *Picea* sp. sp. ex sect. *Picea* Willk.
+28. *P. omorica* Bolle
+29. *Picea* sp. ex sect. *Omorica* Willk.
30. *Larix* sp.
31. *Pinus cembra* L. s. l.
32. *Pinus* sp. ex sect. *Cembra* s. l.
33. *P. mugo* Turra
+34. *Pinus* cf. *spinosa* Herbst.
+35. *Pinus* sp.$_1$
+36. *Pinus* sp.$_2$
37. *P.* cf. *sylvestris* L.
+38. *Taxodiaceae—Cupressaceae* (?) gen.

Angiospermae

39. *Ephedra* sp.
40. *Poaceae* gen., sp.$_1$
41. *Poaceae* gen., sp.$_2$
42. *Cyperaceae* gen.
43. *Myrica gale* L. (=*Gale palustris* (Lam.) Cheval.)
+44. *Carya* sp.
+45. *Pterocarya* sp.
46. *Alnus* sp.
47. *Betula* sp. ex sect. *Betula* (=sect. *Albae* (Regel))
48. *Betula* sp. ex sect. *Fruticosae* (Regel)
49. *Carpinus betulus* L.
+50. *Carpinus* cf. *orientalis* Mill.
51. *Fagus sylvatica* L.
+52. *Fagus* sp.
53. *Ulmus* sp.
+54. *Zelkova* sp.
55. *Urtica* sp.
56. *Fagopyrum* sp.
57. *Polygonum* sp.$_1$
58. *Polygonum* sp.$_2$
59. *Chenopodiaceae* gen.
60. *Caryophyllaceae* gen.
+61. *Brasenia purpurea* (Mich.) Casp.
62. *Ranunculaceae* gen.
+63. *Magnolia* cf. *grandiflora* L.
+64. *Eucommia ulmoides* Oliv.
65. *Rosa* sp.
66. *Geranium sanguineum* L.
+67. *Parthenocissus quinquifolia* (L.) Koehne
+68. *Vitis sylvestris* Gmel.
69. *Tilia platyphyllos* Scop.
+70. *Tilia* sp.
71. *Epilobium* sp.
72. *Ericaceae* gen.
73. *Myriophyllum* sp.
+74. *Diervilla* cf. *japonica* DC.
+75. *Weigela* sp.
76. *Patrinia* sp.
77. *Valeriana* sp.
78. *Cirsium* sp.
79. *Asteraceae* gen.
80. *Cichoriaceae* gen.
81. *Dicotyledoneae* indet.
82. *Monocotyledoneae* indet.

Соотношение автохтонных и экзотических элементов в некоторых ископаемых флорах Европы (по: Szafer, 1946, 1954 с дополнением)

Возраст	Местонахождение	Число учтенных таксонов	Процент таксонов	
			автохтонных	экзотических
Плейстоцен	Cromer	132	98.4	1.6
	Vogelheim	55	94.6	5.4
	Schwanheim	47	78.9	21.1
	Mizerna III	90	78.9	21.1
	Tegelen	85	75.2	24.8
Плиоцен	Kaltensundheim (Meiningen)	82	72.0	28.0
	Mizerna II	131	59.5	40.5
	Castle Eden	41	61.0	39.0
	Willershausen	34	41.2	58.8
	Delta of Rhine (Reuverian)	116	35.0	65.0
	Kroscienko	113	33.8	66.2
	Frankfurt	89	29.2	70.8
	Pont-de-Gail	36	25.0	75.0

По сравнению с другими, ныне известными флорами Европы (см. таблицу) по соотношению автохтонных и экзотических элементов флора местонахождения Кальтензундхайм является несомненно моложе флор из местонахождений Mizerna II (юг Польши, Западные Карпаты) и Castle Eden (юг Англии), но старше флор из местонахождений Mizerna III и Tegelen (Нидерланды).

В ряду этих флор, как видно из таблицы, флора местонахождения Кальтензундхайм занимает промежуточное положение и является, таким образом, переходной между плиоценовыми и плейстоценовыми флорами, а точнее — это сильно обедненная, но еще плиоценовая флора — флора переломного этапа в развитии плиоценовых флор Европы.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. Раннеакчагыльская флора Юсйи—Текермень. — В кн.: Проблемы палеогеографии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965, с. 7—56. — *Куприянова Л. А.* Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). Л.: Наука, 1965. 214 с. — *Сукачев В. Н.* К вопросу об интерпретации спорово-пыльцевых анализов. — В кн.: К Первой международной палинологической конференции (Таксон, США). М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 44—48. — *Atlas* florae Europaeae. *Pteridophita* (*Psilotaceae* to *Azollaceae*). Vol. 1. Helsinki, 1972. 121 p. — *Atlas* florae Europaeae. *Gimnospermae* (*Pinaceae* to *Ephedraceae*). Vol. 2. Helsinki, 1973, p. 4 — 40. — *Böhme G.* Über den Skelettfund eines Pliocervinen aus dem Pliocän von Kaltensundheim/Rhön. Paläontolog., 1963, Abh. 1, Hf 4, S. 353—372. — *Böhme G.* Pliozäne und Pleistozäne Reliefentwicklung und die Plio-Pleistozän-Grenze in der östlichen Vorderrhön. — Unveröff. Dipl.-Arbeit, Humbolt-Univ. Berlin, 1968. 107 S. — *Haack W.* Erläuterungen zur Geologischen Karte von Preussen. Leiferung 184, Blatt Tann. Berlin, 1912. — *Kahlke H. D.* Museum für Ur- und Frühgeschichte Thüringens Weimar. Tätigeitsbericht. — Boletino Informativo, 1959, 20/23, S. 28—31. — *Kahlke H. D.* The N/Q-Boundary. Territories: Federal Republic of Germany, German Democratic Republic, Peopel's Republic of Poland (terrestrial sequences). — Neogene-Quaternary Boundary, Proc. 2. Symp. Bologna. — Giornale di Geologa, 1977 (2), vol. 41, N 1/2, p. 165—177. — *Krutzsch W.* Atlas der Mittel- und Jungtertiären dispersen Sporen- und Pollensowie der Mikroplankton—formen des nördlichen Mitteleuropas. Lief. 3. Berlin, 1963. 141 S. — *Macko S.* Pollen and spores from Miocene brown coals in Lower Silesia. — Prace Wroclaw. towarz. nauk, 1959, ser. B, 96. 175 p. — *Mai D. H.* Eine Pliozäne Flora von Kranichfeld in Thüringen. — Mitelungen ZGI, 1965, Hf 1, S. 37—64. maf. 3—5. — *Meusel H.* Vergleichende Arealkunde. Bd 2. Listen und Karten. Berlin, 1943. 45 K. — *Szafer W.* Flora pliocenska z Kroscienka n/Dunajcem. — Rozprawy wydzialu Matematiczno-pryrodniczego, Krakow, 1946, t. 72, Dzial B (Seria 3, tom 32, N. 1—2, S. 213. — *Szafer W.* Pliocenska flora ocolic Czorsztyna. Warzawa, 1954. 230 S. — *Wiegank F.* Paläomagnetische Untersuchungen zur Klärung der stratigraphischen Postion und Alters pliopleistozäner Allagerungen im Südwestern der DDR. — Quartärpaläontologie, 1981, N 4, S. 179—187.

Институт четвертичной палеонтологии,
Веймар, ГДР,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 I 1984.

SUMMARY

The results of the study in geology, fauna and flora of stratotypical location Kaltenzundheim, Zuhl district, DDR, have been listed. Among other faunic species of this location the most significant for the biostratigraphical correlation is comb-tooth mastodon *Mammut* (*Zygolophodon*) *borsoni*, which is known not to have passed the Neogene-Quaternary limit. During the formation of deposits that occurred simultaneously with the faunic burial, in the vegetational cover and flora of that region different spruce species from the section *Picea* — *Picea abies*, *Picea* spp., and dark needle pines — *Pinus cembra* s. l., *Pinus* spp. were dominant, which is proved by their dominating pollen in the spectrum. *Tsuga canadensis* and *T. diversifolia*, as well as such thermophilous broad-leaved species as *Carya* sp., *Pterocarya* sp., *Eucommia ulmoides*, *Carpinus betulus*, *Carpinus orientalis*-type, *Fagus sylvestris*, *Fagus* sp., *Tilia platyphyllos* are most likely to have grown as relicts, their pollen occurring in minor amounts, though constantly. As relicts probably also grew lianas *Partenocissus quinquifolia*, *Vitis* cf. *sylvestris*, the pollen of which is represented by single grains. The correlation between autochtonic and exotic elements (72 % : 28 %) in the composition of pollen flora of Kaltenzundheim location is indicative of the fact that this flora as compared to those of Pliocene-Pleistocene, now known in Europe, occupies an intermediate position and is a transitional flora. The latter though considerably impoverished, is still Pliocene flora — the flora of the turning-point in the development of the Pliocene floras in Europe.

УДК 557.4 : 581.526.53

Ю. Б. Кирста

МОДЕЛЬ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДЛЯ МОНИТОРИНГА ПУСТЫННЫХ ЭКОСИСТЕМ

YU. B. KIRSTA. THE MODEL OF PLANT PRODUCTIVITY FOR MONITORING OF DESERT ECOSYSTEMS

Для анализа развития пустынной растительности используется системный подход. Установлено и количественно охарактеризовано влияние на нее основных факторов среды. Предложена простая математическая модель, описывающая сезонную и многолетнюю (до 10—15 лет) динамику продуктивности растительности для основных пастбищных экосистем Центральных Каракумов.

Важнейшей задачей моделирования экосистем является разработка моделей, обеспечивающих решение различных народнохозяйственных задач. Мы предлагаем модель развития растительности, позволяющую проводить мониторинг пастбищных экосистем Центральных Каракумов. Модель описывает сезонную и многолетнюю динамику зеленой (кормовой) фитомассы древесной и травянистой растительности по данным стандартных метеорологических и простейших полевых геоботанических наблюдений.

Экосистема представляет собой единый динамичный многокомпонентный объект, поэтому в проведенных исследованиях использовался системный подход, а не статистический, который опирается на несистемные представления и не отражает внутренней структуры и взаимосвязей элементов моделируемого объекта (Куркин, Матвеев, 1961). Системный подход позволил выявить структурно-функциональную организацию пустынных фитоценозов и количественно описать процессы формирования урожая в зависимости от основных факторов среды и характеристик самой растительности.

Рассматриваются следующие основные характерные для Центральных Каракумов растительные формации: белосаксауловая (доминирующая ассоциация Haloxylon persicum—Carex physodes), расположенная в песчаной пустыне в районе колодца Гибик, кандымовая (Calligonum rubens—Mausolea eriocarpa—Carex physodes), боялычевая (Salsola arbuscula—Artemisia kemrudica—Carex physodes), тетыровая (Salsola gemmascens+Artemisia kemrudica—Gamanthus gamocarpus) — на грядово-такырном комплексе в районе стационара Каррыкуль («Продуктивность растительности Центральных Каракумов. . .», 1979). Жизненные формы растений, составляющие эти формации, включают кустарники, полукустарники, однолетние и многолетние травы (Нечаева и др., 1973). Белосаксауловая формация подвергается выпасу, а три остальные находятся с 1960 г. в режиме заповедования. При построении и проверке модели используются данные за 1960—1973 гг. о метеорологических условиях и урожае кустарников, полукустарников и трав, а также имеющиеся за 1960—1965 гг. данные о сезонном приросте их зеленой фитомассы. После 1973 г. в результате длительного заповедования началось прогрессирующее угнетение растительности, которое мы не рассматриваем.

В соответствии с особенностями вегетации пустынных растений год условно разделяется на четыре характерных периода: зимне-весенний сезон (ЗВС) — январь—апрель, летний (ЛЕС) — май—июнь, осенний (ОСС) — июль—октябрь, зимний (ЗИС) — ноябрь—декабрь. В ЗВС начинается развитие растений всех жизненных форм, и у трав с зимне-весенней вегетацией к концу апреля наблюдается максимальное накопление зеленой фитомассы; в ЛЕС — полностью формируется урожай основных видов кустарников и полукустарников, усыхает большинство трав; в ОСС отмечена депрессия в развитии почти всех видов растений; в ЗИС оканчивается вегетация кустарников и полукустарников, а в теплые влажные зимы, кроме того, начинается новый цикл развития однолетников и многолетников с зимне-весенней вегетацией.

На конец выделенных сезонов по модели рассчитываются нарастание общей зеленой фитомассы древесной растительности (кустарников и полукустарников) и общий урожай однолетних и многолетних трав. Возможность такого объединения обусловлена характерными для каждой жизненной формы особенностями развития (Кирста, 1983б). Объединение методологически оправдано (Куркин, 1980) и целесообразно при проведении мониторинга пустынных пастбищ с использованием аэрокосмической информации.

Растительность с зимне-весенней вегетацией в отдельные благоприятные годы начинает свое развитие с ноября, а с поздней весенней вегетацией — не ранее февраля—марта («Растительность Центральных Каракумов. . .», 1970). В связи с этим продолжительность активной вегетации (ПАВ), расчет которой по отдельным сезонам ведется на основании данных о среднемесячных температурах воздуха и месячных осадках (Кирста, 1982), является одним из основных факторов, определяющих урожай. В ПАВ учитывается также вклад в урожай ранневегетирующих и поздневегетирующих видов растений. Найденные согласно модели вегетационного цикла сезонные величины ПАВ для зимне-весеннего и летнего сезонов будут использоваться в дальнейших расчетах.

Для общего сезонного прироста биомассы (однолетних и многолетних органов) кустарников и полукустарников мы получили следующие уравнения (Кирста, 1984)

$$A_1 = \frac{k_A T_1}{E_1} = \frac{k_A k_{T1} M_{R1} D_1 (W_1 + c_W)}{E_1}, \qquad (1а)$$ [1]

$$A_2 = \frac{k_A T_2}{E_2} = \frac{k_A k_{T2} M_{R2} D_2 (W_2 + c_W)}{E_2}, \qquad (1б)$$

где A_1, A_2 — ассимилят, т. е. вновь образованное за ЗВС, ЛЕС органическое вещество, которое пошло непосредственно на увеличение общей биомассы кустарников и полукустарников рассматриваемой формации, кг сух. веса/га; k_A — коэффициент пропорциональности; T_1, T_2 — расход влаги кустарниками и полукустарниками на транспирацию по сезонам, мм; E_1, E_2 — месячная испаряемость в среднем за период соответственно зимне-весенней и летней вегетации, мм; k_{T_1}, k_{T_2} — коэффициенты пропорциональности; M_{R_1}, M_{R_2} — корневая масса по сезонам, кг сух. веса/га; D_1, D_2 — продолжительность активной вегетации по сезонам, месяцы; W_1, W_2 — продуктивная влага в толще 0—150 см песчаных или 0—50 см такыровидных (для тетыровой формации) почв в среднем за период соответственно зимне-весенней и летней вегетации, мм; c_W — постоянная величина, характеризующая неиспользуемую растениями часть влагозапасов ($c_W < 0$) или доступную им влагу более глубоких, чем рассматриваемые, почвенных горизонтов ($c_W > 0$), мм.

В уравнениях (1а), (1б) учитывается, что при образовании единицы прироста биомассы растения затрачивают на транспирацию определенное количество влаги, которое зависит от их видовых характеристик (Одум, 1975). Эти затраты растут с увеличением иссушающей способности атмосферы, т. е. испаряемости (Тейлор, 1967). В (1а) и (1б) также принято, что сезонный расход влаги на транспирацию прямо пропорционально зависит от запасов доступной растениям влаги в почве, от массы их корневых органов (Гильманов, 1978) и от продолжительности их активного развития.

---

[1] Здесь и далее последние индексы в обозначениях переменных означают один из четырех сезонов соответственно ЗВС — 1, ЛЕС — 2, ОСС — 3, ЗИС — 4, к которому эти переменные относятся.

В соответствии с установленными зависимостями W_1, W_2 от основных факторов (Кирста, 1983а) для этих переменных можно записать:

$$W_1 + c_W = \frac{c_{Wd} + c_W + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}}{1 + 0.25 \cdot k_{T1} \cdot M_{R1} \cdot D_1}, \tag{2а}$$

$$W_2 + c_W = c_{Wd} + c_W + 0.1X_{1004} + 0.2X_{0104} + 0.25X_{0505} - 0.5k_{T1}M_{R1}D_1(W_1 + c_W), \tag{2б}$$

где c_{Wd} — ежегодный предельный уровень понижения запасов продуктивной влаги в рассматриваемой толще почвогрунтов в июле—сентябре, мм; X_{1004}, X_{0104}, X_{0404}, X_{0505} — расчетные суммы (Кирста, 1983а) выпавших осадков соответственно за октябрь—апрель, январь—апрель, апрель и май, мм.

В (2а) величина W_1+c_W рассматривается как доступная растительности продуктивная влага в среднем за ЗВС, на запасы которой влияет сезонный расход влаги на транспирацию самой растительностью. В (2б) учитывается понижение влагозапасов на протяжении ЛЕС от уровня, имеющегося на конец ЗВС, до значения $c_{Wd}+c_W$ в конце ЛЕС, которое соответствует минимальной влагообеспеченности древесной растительности в жаркое время года. Членом X_{0505} отражено влияние выпадающих в мае осадков на влагозапасы в толще 0—150 см песчаных или 0—50 см такыровидных почв. Входящие в (2а), (2б) величины $X_{1004}, \ldots, X_{0505}$ определяются по данным о месячных осадках с учетом случаев понижения среднемесячных температур воздуха ниже +1 °С, когда испарение осадков с поверхности почвы мало и они практически полностью в ней накапливаются. Последнее учитывается и при расчете D_1 (Кирста, 1983а).

Рассмотрим подробнее уравнения (1) и (2). Точность расчетов по ним составляет 30 %. Величины общей массы корней кустарников и полукустарников M_{R1} и M_{R2} в каждой формации различаются менее чем на 10 %, и поэтому их можно принять равными друг другу. Коэффициент k_{T2} превышает k_{T1} примерно в 2.8 раза, что отвечает увеличению поглощающей способности корневых систем в ЛЕС по сравнению с ЗВС. Коэффициент k_A для древесной растительности в целом можно положить равным $k_A=2300$. И, наконец, из сопоставления урожая кустарников и полукустарников за отдельные годы с соответствующим количеством образованного за ЗВС и ЛЕС ассимилята следует, что они различаются в 1.5 раза (Кирста, 1983б). С учетом изложенного получаем

$$\begin{aligned}\text{урожай} = \frac{A_1 + A_2}{1.5} = x_L \Bigg\{ & \frac{D_1}{E_1}\,\frac{c_{Wd} + c_W + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}}{1 + 0.163 \cdot 10^{-3} D_1 x_L} + \\ & + \frac{2.8D_2}{E_2}\Big(c_{Wd} + c_W + 0.1X_{1004} + 0.2X_{0404} + 0.25X_{0505} - \\ & - 0.326 \cdot 10^{-3} x_L D_1 \frac{c_{Wd} + c_W + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}}{1 + 0.163 \cdot 10^{-3} D_1 x_L}\Big)\Bigg\},\end{aligned} \tag{3}$$

где $x_L = k_A k_{T1} M_{R1}/1.5 = 2300\, k_{T1} M_{R1}/1.5.$

Среднемесячные испаряемости E_1 и E_2 можно оценить их среднемноголетними значениями — соответственно 120 и 250 мм. Для Центральных Каракумов в отдельные годы отклонения E_1 и E_2 относительно этих величин, как правило, не превышают ±20 % (Кирста, 1983б). Значение $c_{Wd}+c_W$ можно принять равным +8 мм — среднему для всех растительных формаций, так как на урожай, рассчитываемый по (3), варьирование величины $c_{Wd}+c_W$ влияет незначительно. Влага, расходующаяся в ЗВС на транспирацию кустарниками и полукустарниками, относительно мало изменяет влагозапасы в почве на протяжении зимне-весенней вегетации (Кирста, 1983а), поэтому справедливо также приближение

$$1 + 0.163 \cdot 10^{-3} D_1 x_L \approx 1.$$

Таким образом, из (3) окончательно получаем

$$\begin{aligned}\text{урожай} = x_L \{ & 8.33 \cdot 10^{-3} D_1 (8 + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}) + 11.2 \cdot 10^{-3} D_2 (8 + 0.1X_{1004} + \\ & + 0.2X_{0104} + 0.25X_{0505} - 0.326 \cdot 10^{-3} x_L D_1 (8 + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}))\}.\end{aligned} \tag{4}$$

Единственный параметр x_L, характеризующий в (4) древесную растительность, легко определяется подстановкой в это уравнение данных наблюдений за урожаем конкретного года, осадками и рассчитанных по месячным осадкам и среднемесячным температурам воздуха значений D_1 и D_2. После этого по известному x_L и соответствующим среднемноголетним метеорологическим данным из (4) легко находится среднемноголетний урожай кустарников и полукустарников. Параметр x_L можно рассчитать и путем подстановки в (4) соответствующих среднемноголетних величин и среднемноголетнего урожая, полученного с помощью дистанционного метода определения продуктивности пустынных пастбищ по крупномасштабным аэрофотоснимкам («Методические указания. . .». 1981).

При описании многолетней динамики урожая необходимо учитывать режим использования растительности. В нашем случае имеется умеренный выпас в белосаксауловой формации и заповедование в трех остальных. На основании данных расчета полной модели (Кирста, 1983б) можно принять, что в белосаксауловой формации многолетняя биомасса кустарников и полукустарников не меняется, а в остальных — за год возрастает примерно в 1.06 раза на протяжении 1960—1972 гг. Таким образом, для растительности, находящейся в устойчивом для нее состоянии — режиме умеренного выпаса, значение x_L постоянно, а для растительности в режиме заповедования — ежегодно увеличивается в 1.06 раза на протяжении 10—15 лет.

Для расчета x_L воспользуемся среднемноголетними данными 1960—1965 гг. об урожае кустарников и полукустарников, осадках и сезонной продолжительности активной вегетации. Рассчитанные с учетом режима использования растительности ежегодные величины урожаев в рассматриваемых формациях за 1960—1973 гг. приведены в табл. 1. Сравнение наблюдаемых и расчетных величин показывает, что расхождение между ними в 80 % случаев не превышает ±30 % и в 95 % случаев — ±60 %. Отметим, что допустимое различие наблюдаемых и расчетных значений при имеющейся 30 %-ной точности и тех, и других составляет ±60 %. Все это подтверждает правильность уравнения (4) и принятых при его выводе приближений. При этом используемые в этом уравнении количественные характеристики растительности устойчивы на протяжении многолетних периодов, не превышающих 10—15 лет.

ТАБЛИЦА 1

Сравнение рассчитанных и наблюдаемых значений общего урожая кустарников и полукустарников основных растительных формаций Центральных Каракумов, кг сух. веса/га

Год	Формация											
	белосаксауловая			кандымовая			боялычевая			тетыровая		
	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн. %
1960	115	132	—13	156	245	—36	120	195	—38	170	106	60
1961	140	133	5	191	155	23	146	112*	30	206	192*	7
1962	251	230	9	369	287	29	282	272	4	397	413	—4
1963	160	143	12	266	238	12	204	178	15	291	335	—13
1964	237	289	—18	370	450	—18	283	333	—15	394	513	—23
1965	125	123	2	213	196	9	164	169	—3	229	183	25
1966	251	212	18	545	602	—9	425	493	—14	604	961	—37
1967	143	82	74	269	195	38	207	134	54	289	372	—22
1968	172	126	36	384	315	22	302	278	9	421	461	—9
1969	292	228	28	609	741	—18	468	612	—24	650	1077	—40
1970	138	195	—29	305	—	—	238	—	—	327	—	—
1971	222	204	9	493	390	26	386	310	25	524	454	15
1972	185	228	—19	445	649	—31	344	504	—32	473	789	—40
1973	167	236	—29	416	467	—11	327	298	10	441	383	15

Примечание. Здесь и далее данные наблюдений взяты из работ «Растительность Центральных Каракумов. . .» (1970); В. Н. Гурова (1979) «Продуктивность растительности Центральных Каракумов. . .» (1979); разность (разн.) между рассчитанными (расс.) и наблюдаемыми (набл.) значениями выражена в процентах по отношению к наблюдаемым; звездочкой отмечены значения, восстановленные по полной модели (Кирста, 1984) из-за значительного повреждения зеленой фитомассы части учетных экземпляров полукустарников гусеницами полынного листоеда (Антонова и др., 1970).

Перейдем к описанию сезонной динамики зеленой фитомассы кустарников и полукустарников. Ее прирост на конец зимне-весеннего сезона можно рассчитать по уравнению (Кирста, 1984)

$$M_{L1} = \min\left(k_{L1}\,\frac{M_{L1}^{1\,\text{пр. г.}}}{M_{R1}}\,A_1,\ A_1\right), \tag{5}$$

где M_{L1} — ассимилирующая (зеленая) масса на конец ЗВС, кг сух. веса/га; $M_{L1}^{1\,\text{пр. г.}}$ — то же, но для предыдущего года; k_{L1} — коэффициент пропорциональности; $\min(X,\ Y)$ — функция от двух аргументов X и Y, которая определяется как

$$\min(X,\ Y) = \begin{cases} X, & \text{если } X \leqslant Y, \\ Y, & \text{если } X > Y, \end{cases}$$

где X и Y могут соответствовать любой комбинации переменных модели. Согласно уравнению (5), образованный в ЗВС ассимилят распределяется между органами растений согласно запросам (Курсанов, 1976). Ассимилирующие органы получают тем большую часть ассимилята, чем больше их запрос. Последний непосредственно связан с числом развивающихся побегов, которое равно количеству инициированных в предшествующую вегетацию (для будущего роста) почек и пропорционально зимне-весеннему нарастанию зеленой фитомассы в прошлом году.

Подставим выражение (1а) в (5) и осредним (5) по многолетнему периоду. Учитывая равенство среднемноголетних величин M_{L1} и $M_{L1}^{1\,\text{пр.г.}}$, из полученного уравнения находим неизвестные коэффициенты k_{L1}, k_A, k_{T1}. Подставляя последние обратно в (5), получаем

$$M_{L1} = \min\left(M_{L1}^{1\,\text{пр. г}}\,\frac{W_{D1}}{W_{D1}^{\text{сред.}}},\ A_1\right), \tag{6а}$$

где W_{D1} — влагообеспеченность древесной растительности в ЗВС текущего года, определяемая как $W_{D1}=D_1\,(W_1+c_W)$; с учетом принятых при выводе (4) приближений справедливо равенство

$$W_{D1} = D_1\,(8 + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104});$$

$W_{D1}^{\text{ср}}$ — среднемноголетнее значение W_{D1}.

Заменяя везде в (6а) текущий год на предшествующий, получаем выражение для $M_{L1}^{1\text{пр.г.}}$. Подставляя последнее обратно в (6а), имеем

$$M_{L1} = \min\left(M_{L1}^{2\,\text{пр. г.}}\,\frac{W_{D1}^{1\,\text{пр. г.}}}{W_{D1}^{\text{сред.}}}\,\frac{W_{D1}}{W_{D1}^{\text{сред.}}},\ A_1\right), \tag{6б}$$

где $M_{L1}^{2\,\text{пр. г.}}$ отвечает году, предшествующему прошлому.

После замены $M_{L1}^{2\,\text{пр. г.}}$ на среднемноголетнюю величину $M_{L1}^{\text{ср}}$ уравнение (6б) примет вид

$$M_{L1} = \min\left(M_{L1}^{\text{сред.}}\,\frac{W_{D1}^{1\,\text{пр. г.}}}{W_{D1}^{\text{сред.}}}\,\frac{W_{D1}}{W_{D1}^{\text{сред.}}},\ A_1\right) \tag{6в}$$

Опять подставляя в (6б) вместо $M_{L1}^{2\text{пр.г.}}$ аналогичное (6а) выражение и заменяя после этого $M_{L1}^{3\text{пр.г.}}$ для следующего третьего предшествующего года на среднемноголетнюю величину $M_{L1}^{\text{ср}}$, получаем

$$M_{L1} = \min\left(M_{L1}^{\text{сред.}}\,\frac{W_{D1}^{2\,\text{пр. г.}}}{W_{D1}^{\text{сред.}}}\,\frac{W_{D1}^{1\,\text{пр. г.}}}{W_{D1}^{\text{сред.}}}\,\frac{W_{D1}}{W_{D1}^{\text{сред.}}},\ A_1\right) \tag{6г}$$

В уравнении (6в) при описании многолетней динамики M_{L1} учитываются условия развития растительности на протяжении предшествующего года, а в (6г) — на протяжении двух предшествующих лет. Проведенный анализ показал, что для находящейся под выпасом белосаксауловой формации справедливо уравнение (6в), а для трех других формаций в режиме заповедования — (6г). Это, видимо, обусловлено тем, что при наличии такого случайного фактора, как выпас, влияние основных метеорологических факторов на сезонную динамику развития древесной растительности сглаживается за 1.5—2, а при отсутствии выпаса — за 2.5—3 года.

Для расчета по (6в) или (6г) зеленой фитомассы кустарников и полукустарников на конец ЗВС за отдельные годы необходимо знать ее среднемноголетнюю величину $M^{\text{ср}}_{L1}$. Последняя легко находится подстановкой в уравнение наблюдаемой M_{L1} одного конкретного года или определяется при геоботаническом обследовании пастбищ с применением дистанционных методов («Методические указания. . .», 1981). Значение A_1 в (6в), (6г) рассчитывается по (1а) при известном x_L с учетом сделанных при выводе (4) приближений. Результаты расчета погодичной динамики M_{L1} при использовании в (6в), (6г) среднемноголетнего значения $M^{\text{ср}}_{L1}$, полученного по наблюдениям 1960—1965 гг., приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение рассчитанных и наблюдаемых значений нарастания зеленой фитомассы кустарников и полукустарников по сезонам, кг сухого веса/га

Год	Сезон								
	зимне-весенний (I—IV)			летний (V—VI)			осенний (VII—IX)		
	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %
Белосаксауловая формация									
1960	49	57	—14	98	95	3	64	57	12
1961	44	46	—4	119	109	9	78	86	—9
1962	117	123	—5	213	206	3	141	119	18
1963	70	78	—10	136	121	12	90	78	15
1964	80	85	—6	201	263	—24	133	173	—23
1965	68	39	74	106	95	12	70	74	—5
Кандымовая формация									
1960	96	153	—37	92	145	—37	34	59	—42
1961	111	125	—11	113	79	43	42	41	2
1962	158	160	—1	218	205	6	81	46	76
1963	175	188	—7	157	114	38	59	40	48
1964	231	262	—12	218	270	—19	81	106	—24
1965	143	124	15	126	114	11	47	58	—19
Боялычевая формация									
1960	72	81	—11	88	110	—20	53	61	—13
1961	75	83	—10	107	77*	40	64	50*	28
1962	107	109	—2	206	217	—5	124	121	2
1963	132	121	9	149	128	16	90	89	1
1964	173	206	—16	207	253	—18	125	140	—11
1965	107	89	20	120	134	—10	72	99	—27
Тетыровая формация									
1960	110	—	—	124	—	—	99	—	—
1961	75	45	67	150	151*	—1	119	72*	65
1962	107	90	19	290	250	16	230	230	0
1963	168	153	10	212	236	—10	171	246	—30
1964	217	282	—23	288	396	—27	229	277	—17
1965	101	86	17	167	164	2	133	128	4

Примечание. Наблюдения за нарастанием зеленой фитомассы кустарников и полукустарников выполнены К. Г. Антоновой.

Нарастание зеленой фитомассы кустарников и полукустарников на конец ЛЕС и ОСС отдельных лет можно описать с помощью прямо пропорциональной связи этих величин с урожаем:

$$M_{L2} = k_{L2}\,\text{урожай}, \tag{7а}$$

$$M_{L3} = k_{L3}\,\text{урожай}, \tag{7б}$$

где M_{L2}, M_{L3} — ассимилирующая (зеленая) масса на конец соответственно ЛЕС, ОСС, кг сух. веса/га; k_{L2}, k_{L3} — коэффициенты пропорциональности.

Значения параметров k_{L2}, k_{L3} находятся подстановкой в (7а) и (7б) данных наблюдений за урожаем, M_{L2} и M_{L3} — за конкретный год или их среднемноголетних величин, полученных при геоботаническом обследовании пастбищ с применением дистанционных методов. После определения, например, по среднемноголетним данным наблюдений 1960—1965 гг. значений k_{L2} и k_{L3}, из (4), (7а), (7б) легко рассчитывается погодичная динамика M_{L2} и M_{L3} (табл. 2).

Количество имеющихся в конце зимнего сезона однолетних одревесневших органов и сухостоя оценивается по прямо пропорциональной связи между их массой и нарастанием зеленой фитомассы к концу ЗВС (Кирста, 1984). Эти расчеты имеют относительно большую погрешность по сравнению с расчетами для ЗВС, ЛЕС и ОСС, что обусловлено случайными факторами, влияющими на опад сухостоя.

Сравнение ежегодно наблюдаемых и расчетных величин нарастания зеленой фитомассы кустарников и полукустарников (табл. 2) показывает, что расхождение между ними в 85 % случаев не превосходит ±30 %, т. е. самих ошибок наблюдений, а в 95 % случаев — ±60 %. Это еще раз подтверждает правильность исходных положений и уравнений для расчета сезонной и погодичной динамики зеленой фитомассы древесной растительности.

Кроме расчета динамики зеленой (кормовой) фитомассы на пастбищах, большое значение имеет оценка потенциально возможной продуктивности растительности. Такая оценка предельных ресурсов пастбищ позволяет судить о перспективности проведения на них фитомелиоративных работ.

С целью определения максимально возможной среднемноголетней урожайности кустарников и полукустарников воспользуемся выражением (3). Для нахождения экстремума функции необходимо приравнять ее первую производную нулю. Продифференцируем правую часть (3) по x_L и приравняем ее нулю. Решая полученное уравнение, приходим к выражению для x_L, при котором достигается максимально возможная урожайность,

$$x_L = \frac{6130}{D_1}\left(\sqrt{\frac{2 \cdot B1 + 1}{2B1 + B1B2}} - 1\right), \tag{8}$$

где

$$B1 = \frac{2.8D_2E_1}{D_1E_2},$$

$$B2 = \frac{c_{Wd} + c_W + 0.1X_{1004} + 0.2X_{0404} + 0.25X_{0505}}{c_{Wd} + c_W + 0.143X_{1004} + 0.1X_{0104}}.$$

Искомое значение x_L для каждой растительной формации находим подстановкой в (8) соответствующих среднемноголетних величин. Явная обратно пропорциональная зависимость x_L от длительности активной зимне-весенней вегетации D_1 в (8) отражает ограничение развития растительности выпадающими осадками. Действительно, доступные кустарникам и полукустарникам запасы почвенной влаги ограничены осадками зимне-весеннего периода. Для поглощения этих запасов влаги при меньшем среднемноголетнем значении D_1 будет требоваться соответственно большая корневая масса, а значит и большее x_L.

Подстановкой в (3) найденных значений x_L и соответствующих среднемноголетних данных определяется максимально возможная урожайность древесной растительности. Полученные максимальные величины среднемноголетней урожайности для рассматриваемых формаций составляют 900—1000 кг сух. веса/га, т. е. превышают величины 1960—1965 гг. в 3—6 раз. Соответственно многолетняя древесная биомасса, как следует из соотношения полученных и имевшихся в 1960—1965 гг. значений x_L, возрастает в 15 раз для белосаксауловой формации и в 10 раз — для остальных. Анализ (3), (8) также показывает, что на оцениваемую урожайность варьирование значений D_1 и $(c_{Wd}+c_W)$ в (8) не оказывает существенного влияния.

Таким образом, потенциальная урожайность пустынных кустарников и полукустарников определяется имеющимися экологическими условиями, важнейшим из которых являются осадки, выпадающие в зимне-весенний период. Полученная оценка максимальной среднемноголетней урожайности для древесной растительности Центральных Каракумов отвечает «идеальному» случаю и не учитывает перехватывания осадков травами, которое может стать значительным при очень густом травяном покрове. После проведения в рассматриваемых формациях фитомелиоративных работ с целью создания высокопродуктивных искусственных растительных сообществ урожайность кустарников и полукустарников в последних достигла 500—700 кг сух. веса/га («Улучшение аридных земель», 1978; «Продуктивность растительности Центральных Каракумов. . .», 1979). Это примерно на 30—40 % меньше полученного нами максимального значения.

Для определения параметров изложенной выше модели продуктивности кустарников и полукустарников и проведения расчетов по ней за многолетний период в 10—15 лет требуются данные о месячных осадках, среднемесячных температурах воздуха и приросте зеленой фитомассы к концу выделенных сезонов одного конкретного года. Вместо наблюдений за динамикой зеленой фитомассы можно использовать данные геоботанического обследования пустынных пастбищ с применением дистанционных методов («Методические указания. . .», 1981), которое также проводится в течение одного весенне-осеннего периода. По модели с точностью порядка 30 % рассчитываются за отдельные годы сроки начала, окончания и продолжительность активной вегетации; сезонная динамика влагообеспеченности, транспирации и общего прироста биомассы (однолетних и многолетних органов); сезонная динамика нарастания зеленой фитомассы однолетних органов; урожай. Одновременно находятся среднемноголетние величины перечисленных характеристик, а также максимально возможная среднемноголетняя урожайность кустарников и полукустарников, которая может быть достижима в данных экологических условиях.

Перейдем к описанию развития травянистой растительности. Из четырех рассматриваемых растительных формаций Центральных Каракумов только белосаксауловая, кандымовая и боялычевая имеют развитый травяной покров. В тетыровой формации, расположенной в отличие от трех первых не на песчаных, а на такыровидных почвах, из трав присутствуют только летние однолетники (солянки), которые мы не рассматриваем.

Урожай трав, которые, как и древесная растительность, рассматриваются в целом, соответствует образованной за ЗВС зеленой фитомассе. Для вывода уравнения динамики урожая воспользуемся ранее полученными зависимостями (Кирста, 1984)

$$M_{L1}=\frac{a_L D_1}{E1}\,\frac{a_W X_1}{E2}\left\{\frac{M_{L1} D_2^{\text{1}}}{E3}\,\frac{a_W\,(X_{0506}+Q_W)}{2E4}\right\}^{1\ \text{пр. г.}}, \tag{9}$$

где M_{L1} — урожай, т. е. ассимилирующая (зеленая) масса трав на конец ЗВС текущего года, кг сух. веса/га; a_L, a_W — коэффициенты пропорциональности; D_1, D_2 — продолжительность активной вегетации трав соответственно в ЗВС и ЛЕС, месяцы; $E1$, $E2$, $E3$, $E4$ — месячные испаряемости в ЗВС и ЛЕС (Кирста, 1983б), мм; в пределах точности расчетов их можно оценить через среднемноголетние величины

$$E1=\begin{cases}100, & \text{если } D_1>2.5,\\ 120, & \text{если } D_1\leqslant 2.5,\end{cases}$$

$$E2=\begin{cases}80, & \text{если } D_1>2.5,\\ 120, & \text{если } D_1\leqslant 2.5,\end{cases}$$

$$E3=240;\qquad E4=250;$$

X_1 — средние месячные осадки за зимне-весеннюю вегетацию, мм

$$X_1 = \begin{cases} X_{0104}/4, & \text{если } D_1 > 2.5, \\ X_{0304}/2, & \text{если } D_1 \leqslant 2.5; \end{cases}$$

X_{0104}, X_{0304}, X_{0506} — расчетные суммы (Кирста, 1983а) выпавших осадков соответственно за январь—апрель, март—апрель, май—июнь, мм; $\{\ldots\}^{\text{1пр.г}}$ — условно принятое обозначение, означающее, что заключенное в фигурных скобках выражение относится к предыдущему году; Q_W — влага, испарившаяся с поверхности почвы за ЛЕС дополнительно к полностью испарившимся осадкам этого сезона, мм.

В уравнении (9) для урожая принята обратно пропорциональная зависимость от испаряемости (Тейлор, 1967), прямо пропорциональная — от продолжительности активной зимне-весенней вегетации, выпадающих в ЗВС осадков и условий плодоношения трав в предшествующем году. Осадки непосредственно определяют запасы продуктивной влаги в верхней толще почвы, где находится основная корневая масса трав, и характеризуют влагообеспеченность последних. От условий плодоношения прошлого года зависит количество семян (или почек возобновления) однолетних и многолетних трав в почве, а значит, и общая биомасса корней, образованная в текущем году.

В соответствии с данными, полученными ранее (Кирста, 1983а), можно записать

$$Q_W = a_Q\,(0.2X_{1004} + 0.4X_{0404} - T_1 - 0.5T_2), \tag{10а}$$

где a_Q — коэффициент пропорциональности, среднее значение которого для рассматриваемых формаций равно 0.6; X_{1004}, X_{0404} — расчетные суммы выпавших осадков соответственно за октябрь—апрель, апрель месяцы, мм; T_1, T_2 — влага, транспирированная кустарниками и полукустарниками соответственно за ЗВС и ЛЕС, мм.

В (10а) последним членом $-0.5T_2$ учтено уменьшение Q_W из-за расхода влаги на транспирацию древесной растительностью в летнем сезоне. Имея в виду (1а), (1б), (3) и сделанные при выводе (4) оценки параметров уравнений, выражение (10а) легко преобразовать к виду

$$Q_W = 0.6\,(0.2X_{1004} + 0.4X_{0404} - 0.0783 \text{ урожай}), \tag{10б}$$

где обозначение «урожай» соответствует общему урожаю кустарников и полукустарников рассматриваемой растительной формации, который рассчитывается по (4).

Осредним (9) по многолетнему периоду (1964—1973 гг.) и из полученного уравнения найдем коэффициенты a_L, a_W. Аналогичным образом заменяя везде в (9) текущий год на предшествующий, получим выражение для M_{L1} предшествующего года. Подставим это выражение обратно в (9). Вводя затем в правую часть (9) вместо M_{L1} для позапрошлого года среднемноголетнюю величину $M_{L1}^{\text{ср}}$ и учитывая влияние испаряемостей $E1$, $E2$ за текущий год, получаем

$$M_{L1} = M_{L1}^{\text{ср}} \frac{\{D_2(X_{0506} + Q_W)\}^{\text{2пр. г.}} \{D_1X_1\}^{\text{1пр. г.}}}{\{D_2(X_{0506} + Q_W)\,D_1X_1\}^{\text{ср}}} \, \frac{\{E1\,E2\}^{\text{ср}}}{E1\,E2} \times \\ \times \frac{\{D_2(X_{0506} + Q_W)\}^{\text{1пр. г}}\,D_1X_1}{\{D_2(X_{0506} + Q_W)\,D_1X_1\}^{\text{ср}}}, \tag{11}$$

где $M_{L1}^{\text{ср}}$ — среднемноголетний урожай; $\{\ldots\}^{\text{2пр.г.}}$ — принятое обозначение, означающее, что заключенное в фигурных скобках выражение относится к году, предшествующему прошлому; $\{\ldots\}^{\text{ср}}$ — взято среднемноголетнее значение переменных, заключенных в фигурные скобки.

Проведенный анализ показал, что для описания многолетней динамики развития трав достаточно ограничиться, как это сделано в (11), учетом влияния на урожай условий развития растительности только на протяжении двух предшествующих лет.

Уравнения (10б), (11) отражают влияние на урожай трав сложного комплекса основных факторов, действие которых разделено по времени. Для расчетов по (10б), (11), кроме данных о месячных осадках и среднемесячных температурах воздуха, необходимо знать общий урожай кустарников и полукустарников за два предшествующих года. Среднемноголетнее значение урожая трав в (11) можно определить подстановкой в это уравнение известной величины M_{L1} за конкретный год. Используем для этого данные наблюдений за M_{L1} 1965 г.[2] Рассчитанные таким образом среднемноголетние урожаи для трех рассматриваемых формаций отличаются не более чем на $+10$ % от соответствующих среднемноголетних (1964—1973 гг.) данных наблюдений.

В табл. 3 приведены наблюдаемые в 1964—1973 гг. и рассчитанные по уравнениям (10б), (11) урожаи трав. Вычисления проводились с использованием в (10б) расчетных значений урожая кустарников и полукустарников (табл. 1). Белосаксауловая формация находится под выпасом, а две другие — в режиме заповедования. Значительное различие наблюдаемых и расчетных величин в 1967 г. может быть связано с трехкратным возрастанием численности грызунов в 1966—1967 гг. (Маринина, 1985), влияние которых на растительность в модели не учитывается. Расхождение между данными (табл. 3) в 80 % случаев не выходит за пределы ± 30 % и в 90 % случаев — за пределы ± 60 %. Расхождение ± 60 %, как уже отмечалось, допустимо при 30 % точности наблюдаемых и расчетных величин. Все это подтверждает правильность количественной характеристики связей урожая трав с основными влияющими на него факторами, а также устойчивость этой характеристики на протяжении многолетнего периода времени.

ТАБЛИЦА 3

Сравнение рассчитанных и наблюдаемых значений общего урожая трав основных растительных формаций Центральных Каракумов, кг сух. веса/га

Год	Формация								
	белосаксауловая			кандымовая			боялычевая		
	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %	расс.	набл.	разн., %
1964	326	440	—26	408	429	—5	307	484	—37
1965	120	105	14	142	140	1	110	107	3
1966	249	323	—23	280	298	—6	223	319	—30
1967	373	128	191	334	109	206	286	89	221
1968	272	253	8	194	161	20	187	156	20
1969	257	204	26	156	205	—24	161	131	23
1970	656	—	—	487	—	—	448	—	—
1971	207	190	9	156	160	—2	143	145	—1
1972	176	140	26	105	140	—25	107	99	8
1973	255	170	50	210	242	—13	182	228	—20

Установленные закономерности развития древесной и травянистой растительности, каждая из которых рассматривается в целом как единый объект, отличаются от конкретных очень разнообразных свойств отдельных видов растений, слагающих пустынные фитоценозы, поэтому определение структурно-функциональной организации экосистем непосредственно по данным натурных исследований очень затруднено, и для этого целесообразно использовать математическое моделирование.

Отражение разработанной моделью наиболее общих закономерностей формирования урожая позволяет использовать ее для описания развития растительности на значительных пространствах пастбищных угодий Центральных Каракумов. Модель можно применять для оценки-прогноза сезонной динамики зеленой (кормовой) фитомассы в текущем году, среднемноголетней урожайности и ее изменений под воздействием режима использования пастбищ на ряд лет вперед. По модели можно восстанавливать сезонную и погодичную динамику развития растительности за прошлые годы, когда не было наблюдений. Для определения параметров модели требуются только стандартные метеорологические наблюдения, данные о видовом составе растительности и урожае за конкретный год. Точность расчетов — порядка 30 % и близка к точности исходных экспериментальных данных.

---

[2] Наблюдения на метеостанции Каррыкуль, данные по которой используются в расчетах, начаты с 1963 г. Значения месячных осадков за предыдущие годы восстановлены по связи между средними многолетними месячными осадками метеостанций Каррыкуль и Бахардок (Б. Кирста, 1983). Согласно этой связи, в Каррыкуле средние месячные осадки на 20 % больше, чем в Бахардоке. При этом восстановленные значения за май—июнь могут существенно отличаться от осадков, выпавших в эти месяцы, поэтому величины X_{0506} за 1960—1962 гг. будут приближенными и их использование при расчетах по уравнению (11) до 1964 г. может привести к большим ошибкам.

Автор благодарит Н. Т. Нечаеву за общее руководство работой и К. Г. Антонову за предоставленные материалы по урожаям растительности и консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова К. Г., Кирильцева А. А., Михайлова В. А. Семенная продуктивность растений Центральных Каракумов. — Пробл. освоения пустынь, 1970, № 1, с. 33—39. — *Гильманов Т. Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. — М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1978. 168 с. — *Гурова В. Н.* Урожайность пастбищных растений Каракумов и методы ее прогнозирования: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ашхабад, 1979. 19 с. — *Кирста Ю. Б.* Математическая модель вегетационного цикла растений основных фитоценозов Центральных Каракумов. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1982, № 2, с. 30—37. — *Кирста Ю. Б.* Математическая модель динамики влагозапасов почвогрунтов и транспирации растительности пустынных экосистем. — Пробл. освоения пустынь, 1983а, № 3, с. 31—40. — *Кирста Ю. Б.* Моделирование продуктивности растительности пустынных экосистем: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1983б. 23 с. — *Кирста Б. Т.* Методические указания по оценке влияния орошения на водный баланс и некоторые элементы гидрометеорологического режима. — Ашхабад: Ылым, 1983. 37 с. — *Кирста Ю. Б.* Модель динамики продуктивности растительности пустынных фитоценозов. — В кн.: Укрепление кормовой базы пустынь Туркменистана. Ашхабад: Ылым, 1984, с. 134—174. — *Куркин К. А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению. — Бюл. МОИП, 1980, т. 85, отд. биол., вып. 3, с. 40—56. — *Куркин К. А., Матвеев А. Р.* Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход). — Бюл. МОИП, 1981, т. 86, отд. биол., вып. 4, с. 54—74. — *Курсанов А. А.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с. — *Маринина Л. С.* Динамика численности грызунов и влияние их на растительность в районе Каракумского стационара. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1985, № 2, с. 27—33. — *Методические* указания по детальному геоботаническому обследованию пустынных пастбищ с применением дистанционных методов. Ашхабад: Ылым, 1981. 80 с. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г.* Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 244 с. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Продуктивность* растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М.: Наука, 1979. 256 с. — *Растительность* Центральных Каракумов и ее продуктивность / Под ред. Н. Т. Нечаевой. Ашхабад: Ылым, 1970. 171 с. — *Тейлор С. А.* Основы богарного земледелия в засушливых зонах. — В кн.: Растение и вода. Л.: Наука, 1967, с. 203—226. — *Улучшение* аридных земель. — В кн.: Улучшение и рациональное использование растительности аридной зоны Азии / Отв. ред. Л. Е. Родин. Л.: Наука, 1978, с. 86—97.

Институт пустынь АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 20 IX 1984.

SUMMARY

Based on the systematic approach and mathematical modelling the development of woody and herbaceous vegetation in the main ecosystems of Central Karakums was analyzed. The proposed mathematical pattern allows to calculate vegetational cycle, water regime of soil, transpiration, seasonal and long-term dynamics of the productivity of desert vegetation, as well as most probable mean long-term cropping capacity of arboreal vegetation. To calculate according to the pattern during up to 10—15 years, it is necessary to obtain data on monthly precipitations, mean monthly air temperatures, on specific composition and cropping capacity for the period of 1 year.

УДК 58.04 : 632.937.1 : 582.998

А. В. Косицин, Т. И. Игошина

ДЕЙСТВИЕ СВИНЦА НА КАРБОАНГИДРАЗУ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К НЕМУ ПОПУЛЯЦИЙ *ASTER ALPINUS* (*ASTERACEAE*)

A. V. KOSYTSYN, T. I. IGOSHINA. THE EFFECT OF LEAD ON CARBONIC ANHYDRASE OF *ASTER ALPINUS* (*ASTERACEAE*) POPULATIONS DIFFERENTED IN TOLERANCE TO LEAD

Исследовано действие свинца in vivo и in vitro на карбоангидразную активность различных по металлоустойчивости популяций *Aster alpinus*. Показано, что в листьях устойчивой к свинцу популяции карбоангидразная активность более устойчива к ингибирующему действию свинца. Обсуждаются приспособительные реакции фермента устойчивой популяции к избытку свинца.

Присутствие даже небольших количеств тяжелых металлов в субстратах, на которых развиваются растения, может значительно угнетать их жизненные функции. Участки в системе обмена растений, на которые в первую очередь направляется токсическое действие тяжелых металлов, выяснены недостаточно, но вполне вероятно, что ими могут быть различные ферменты. Являясь активными комплексообразователями, ионы тяжелых металлов эффективно взаимодействуют с белками и даже в малых концентрациях могут значительно менять структуру их молекул. Этим объясняется сильное действие тяжелых металлов на активность почти всех ферментов, которые очень чувствительны к самым небольшим модификациям их молекул.

Действуя на ферменты in vitro, тяжелые металлы, как правило, снижают их активность. Для конкретных пар фермент—металл угнетающие концентрации металлов колеблются в широких пределах. К настоящему времени определены концентрации меди, цинка, кадмия, вызывающие 50 %-ную инактивацию ферментов малатдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, нитратредуктазы и карбоангидразы из различных растений. Для большинства металлов эти концентрации лежат в пределах 10^{-6}—10^{-4} M (Mathys, 1975; Cox e. a., 1976; Cox, Hutchinson, 1980; Asencio, Cedeno-Maldonado, 1979; Weigel, Jäger, 1980). Крайними случаями являются $8 \cdot 10^{-7}$ M концентрация меди для нитратредуктазы *Silene cucubalus* (Mathys, 1975) и 10^{-2} M концентрация цинка для кислой фосфатазы *Agrostis tenuis* (Wainwright, Woolhouse, 1978).

В местах обогащения почвы тяжелыми металлами встречаются популяции растений, устойчивые к их токсическому действию. Можно предполагать, что такие популяции имеют ферменты с повышенной устойчивостью к соответствующим металлам, но ряд данных противоречит этому предположению (Mathys, 1975). Проблема эта недостаточно изучена и требует дальнейшего исследования.

Значительно сложнее действие металлов, вносимых в субстрат, на котором выращиваются растения. В этих случаях достаточно часто происходит активация ферментов, иногда очень значительная. Наблюдается сильная зависимость этого эффекта от действия внешних факторов, таких, например, как температура. В листьях *Zebrina pendula*, растущей на растворе с $2 \cdot 10^{-3}$ M концентрацией свинца, при 17 °C происходило четырехкратное возрастание активности малатдегидрогеназы. При 32°, напротив, присутствие свинца заметно уменьшало активность фермента (Maier, 1977). Увеличение активности ряда растительных ферментов при внесении в питательный раствор цинка, меди, кадмия или свинца отмечено во многих работах (Mathys, 1975; Mukherji, Maitra, 1977; Maier, 1978; Weigel, Jäger, 1980).

Возрастание активности ферментов может быть приспособительной реакцией, которой растение компенсирует возникающие под действием металла нарушения обмена. С другой стороны, известны случаи, когда увеличение ферментативной активности является результатом расстройства регуляторных функций и, следовательно, имеет патологическую природу. Выяснить, с какой из этих возможностей мы имеем дело, бывает нелегко, и для этого требуются дополнительные исследования. Примером того, как дополнительные данные могут решить вопрос, служит упомянутая работа R. Maier (1977). Повышение активности малатдегидрогеназы в листьях *Zebrina pendula* можно считать приспособительной реакцией, так как растение не может поддерживать ее при усилении токсического действия свинца под влиянием повышенной температуры (автор считает, что основным фактором здесь является ускорение транспорта свинца в листья).

Особый интерес для решения вопроса о приспособительном или патологическом характере повышения активности ферментов представляет сравнение популяций одного вида, различающихся по металлоустойчивости. Если повышение активности фермента происходит только у растений устойчивой популяции, его можно считать приспособительной реакцией, так как устойчивость к металлам связана с возможностью таких изменений метаболизма, которые компенсируют их вредное действие.

Для изучения приспособительных реакций растений к избытку свинца, связанных с изменениями активности фермента, мы исследовали действие свинца на карбоангидразную активность листьев *Aster alpinus*. Исследуемым ферментом была карбоангидраза, КФ 4.2.1.1.

Материал и методика

Материалом для исследования служили отличающиеся по устойчивости к свинцу популяции *A. alpinus* из северо-восточной части Башкирской АССР, характеристика которых подробно описана ранее (Алексеева-Попова и др., 1984). В данной статье использованы обозначения популяций, принятые в указанной работе. Растения выращивали из семян на питательном растворе Арнона с конца мая по август. Устойчивость популяций была определена по корневому тесту. Индекс устойчивости к свинцу при его концентрации $3-4 \times 10^{-4}$ М колебался от 0.13 до 0.38 у популяции № 1, которую мы считаем фоновой, от 0.27 до 0.52 — у популяции № 3 и от 0.21 до 0.29 — у популяции № 4. Таким образом, популяция № 3 обладала отчетливо повышенной устойчивостью к свинцу; разница в этом отношении между популяциями № 1 и 4 несущественна (Алексеева-Попова и др., 1984).

Определяли действие свинца на карбоангидразную активность in vivo и in vitro у растений в возрасте около 100 дней. В первом случае свинец добавлялся в питательный раствор в виде азотнокислого свинца квалификации х. ч. Во избежание выпадения свинца в осадок на время экспонирования с ним подопытных растений из питательного раствора исключался фосфатный ион. Вначале были поставлены предварительные опыты со всеми тремя популяциями для выяснения общих закономерностей действия свинца на карбоангидразную активность и характера изменений ее во времени. В последующих опытах in vivo использовали растения популяций № 1 и 3, у которых предварительно определяли общую устойчивость к свинцу. По этому признаку растения обеих популяций были разделены на четыре группы, которые выращивали и исследовали отдельно. В одинаковые группы обеих популяций для дальнейших исследований включали только те растения, общая устойчивость которых на стадии проростков оказалась одинаковой.

В опытах in vitro свинец добавляли в предварительно центрифугированный гомогенат листьев. Применяли также в этих опытах деление растений на группы по общей устойчивости к свинцу, которая была определена на ранних стадиях выращивания подопытных растений. Контрольным вариантом во всех опытах служили растения, выращенные параллельно с подопытными в тех же условиях.

Активность карбоангидразы в гомогенатах листьев определяли по методу Уилбура—Андерсона (Rickli e. a., 1964). В опыт брали закончившие рост листья без повреждений и растирали их в охлажденной ступке с пятикратным объемом гомогенизационного раствора при 0 °С. В опытах по действию свинца in vivo применяли 0.1 М раствор сульфита натрия. Несмотря на то что карбоангидразная активность сохраняется в этом растворе лучше всего, для работы со свинцом in vitro он не пригоден, так как сульфит свинца имеет слишком малую растворимость. В этих опытах применяли в качестве гомогенизационного раствор 0.1 М по аскорбиновой кислоте и 0.15 М по трису. После тщательного растирания листьев гомогенат центрифугировали 30 мин при 3500 *g* и надосадочный раствор использовали для определения карбоангидразной активности сразу или после добавления соответствующего количества раствора нитрата свинца при изучении его действия in vitro.

Результаты и обсуждение

Результаты опыта по действию на карбоангидразную активность листьев трех популяций *A. alpinus* $1 \cdot 10^{-4}$ М свинца в питательном растворе показаны в табл. 1. После роста в течение 2 месяцев на растворе Арнона растения 8 дней экспонировали на растворе со свинцом и после этого еще 1 месяц на растворе Арнона без свинца. В контрольном варианте растения выращивали только на растворе Арнона. В табл. 1 приведены значения карбоангидразной активности в условных единицах Уилбура—Андерсона (ед. КА$\cdot 10^{-3}$ на 1 г сух. веса). В последней графе указано время (в часах) от момента гомогенизации, в графе Pb/К отношение активности фермента в варианте со свинцом к активности фермента в контроле.

ТАБЛИЦА 1

Действие $1 \cdot 10^{-4}$ М концентрации свинца в питательном растворе на активность карбоангидразы листьев *Aster alpinus*

№ популяции	Ед. КА · 10^{-3}/г сух. веса		Pb/К	Время, ч
	контроль	свинец		
1	68.2 ± 8.0	45.0 ± 0.7	0.66	1.5
	54.3 ± 9.2	44.8 ± 3.6	0.83*	4
	26.3 ± 2.5	16.5 ± 1.4	0.62	6
	30.1 ± 2.1	19.4 ± 1.4	0.64	24
	38.0 ± 5.8	23.0 ± 1.4	0.60	48
3	63.9 ± 4.6	78.3 ± 0.9	1.22	1.5
	40.2 ± 2.4	63.4 ± 6.3	1.58	4
	29.0 ± 1.6	35.9 ± 2.7	1.23	6
	51.6 ± 3.4	63.7 ± 5.1	1.23*	24
	44.3 ± 5.4	43.4 ± 4.0	0.98*	48
4	74.5 ± 2.8	64.0 ± 4.0	0.86	1.5
	45.3 ± 2.7	32.0 ± 2.6	0.71	4
	32.4 ± 1.6	39.5 ± 3.0	1.22*	24
	43.5 ± 4.7	33.8 ± 1.9	0.78	48

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 звездочкой отмечены значения, отличие которых от единицы статистически недостоверно ($p > 0.1$).

Результаты опыта показывают, что в первые 4 ч после гомогенизации наблюдается заметное уменьшение активности, после чего она стабилизируется или даже несколько возрастает. Активность в варианте со свинцом падает несколько быстрее, и отношение Pb/К со временем, как правило, уменьшается.

Реакция ферментативной активности на присутствие свинца в питательном растворе у популяций № 1 и 3 существенно различается. У менее устойчивой популяции № 1 свинец снижает карбоангидразную активность; у более устойчивой популяции № 3, которая в природе существует на почвах с повышенным содержанием свинца, карбоангидразная активность в его присутствии повышается. Влияние свинца на популяцию № 4 имеет менее определенный характер, но в этом случае можно говорить о снижении активности фермента и, следовательно, о близости популяции по этому признаку к фоновой популяции № 1. Это соответствует недостоверности различия популяций № 1 и 4 по общей устойчивости к свинцу.

В следующей серии опытов мы работали с растениями популяций № 1 и 3, которые в первый месяц жизни находились на растворе с $2 \cdot 10^{-4}$ М концентрацией свинца для определения их общей металлоустойчивости. По этому признаку растения каждой популяции были разделены на 4 группы, в которых устойчивость возрастает от первой к четвертой группе. Характеристика этих групп дана ранее (Косицин и др., 1985). После роста в течение двух следующих месяцев на растворе Арнона эти растения в течение 11 дней были экспонированы на растворе с концентрацией свинца $6 \cdot 10^{-5}$ М. На первый и третий дни после экспозиции на растворе свинца определяли карбоангидразную активность листьев. Результаты этих определений даны в табл. 2. Верхняя строчка для каждого варианта соответствует определению в первый день, вторая — на третий.

ТАБЛИЦА 2

Действие $6 \cdot 10^{-5}$ М концентрации свинца в питательном растворе на карбоангидразную активность листьев *Aster alpinus*

№ популяции	№ группы	Ед. КА/г сух. веса		Pb/K
		контроль	свинец	
1	1	1950±80	1130±50	0.58
		1900±100	1320±35	0.69
	4	1390±40	1530±60	1.10*
		1150±50	1260±50	1.09*
3	1	540±30	690±30	1.28
		1640±70	1610±170	0.98*
	4	1260±60	3470±280	2.78
		1480±50	3440±160	2.34

Как видно из таблицы, реакция исследованных популяций на $6 \cdot 10^{-5}$ М концентрацию свинца также существенно различается и внутрипопуляционные различия между группами соответствуют их общей устойчивости. У фоновой популяции № 1 в наименее устойчивой группе 1 активность фермента снизилась почти вдвое, в наиболее устойчивой группе 4 активность практически не отличалась от контроля. У растений группы 4 устойчивой популяции № 3 карбоангидразная активность возросла более чем вдвое; в группе 1 она также, по-видимому, незначительно повысилась.

После воздействия $6 \cdot 10^{-5}$ М концентрации свинца растения 10 дней находились на растворе Арнона и еще 10 дней — на растворе с концентрацией свинца $5 \cdot 10^{-4}$ М. Результаты последующего определения карбоангидразной активности у всех четырех групп приведены в табл. 3. Здесь также выявляются угнетающее действие свинца на активность карбоангидразы у растений фоновой популяции и его стимулирующее действие у растений устойчивой популяции, но активирование фермента менее выражено и различия между группами внутри популяции имеют неопределенный характер. Возможно, что при $5 \cdot 10^{-4}$ М концентрации свинца адаптационные возможности устойчивых растений близки к истощению и на реакцию стимуляции сильнее действуют случайные факторы.

Совокупность результатов показывает, что при поступлении в растения избыточных количеств свинца через корневую систему ясно выражены его стимулирующее действие на карбоангидразную активность у более устойчивой популяции № 3 и угнетающее — на активность фермента у менее устойчивой популяции № 1. Мы считаем, что такая связь реакции на свинец с общей устойчивостью растений указывает на приспособительный характер повышения карбоангидразной активности. Максимально выражена эта приспособительная реакция у наиболее устойчивой группы 4 популяции № 3, менее устойчивая популяция № 1 такими адаптационными возможностями вообще не обладает.

Возникает вопрос об адаптационной роли повышения карбоангидразной активности. Наиболее вероятной функцией карбоангидразы в листьях является участие в фотосинтезе на стадии транспорта углекислоты к центрам карбоксилирования (Косицин, 1977). В литературе имеются сведения о нарушении фотосинтеза при поступлении в растения свинца (Йорданов, Меракчийска, 1976; Homer e. a., 1979). Возможно, что у металлоустойчивых растений при контакте с избытком свинца мобилизуются все связанные с фотосинтезом физиологические механизмы для компенсации ослабления этого процесса из-за действия металла на какие-то самые чувствительные его звенья. В частности, происходит и увеличение активности карбоангидразы, которое повышает обеспеченность фотосинтеза углекислотой. Эта реакция может быть генетически обусловлена в результате длительной эволюции устойчивой популяции на обогащенных свинцом почвах и отсутствует у популяций, сформировавшихся в нормальных условиях.

ТАБЛИЦА 3

Действие $5 \cdot 10^{-4}$ M концентрации свинца в питательном растворе на активность карбоангидразы листьев *Aster alpinus*

№ популяции	№ группы	Ед. КА/г сух. веса		Pb/K
		контроль	свинец	
1	1	930±40	905±40	0.97*
	2	1354±105	425±20	0.30
	3	1870±80	1040±80	0.56
	4	1530±70	754±76	0.49
3	1	610±30	905±30	1.48
	2	1136±40	1136±56	1.18
	3	714±40.	910±100	1.27
	4	1376±50	2610±170	1.90

Аналогичное явление наблюдал W. Mathys (1975) при исследовании отличающихся по устойчивости к цинку экотипов *Silene cucubalus* Wib. На растворе с 0.4 мМ концентрацией цинка карбоангидразная активность в листьях трех устойчивых к цинку экотипов повышалась в 1.5—3 раза, в то время как у четырех нормальных экотипов она не изменилась. Возможно, что и в этом случае повышение карбоангидразной активности было адаптивной реакцией.

Следует отметить, что в опытах с делением растений на внутрипопуляционные группы мы сравнивали реакцию карбоангидразной активности на свинец у тех представителей исследованных популяций, которые в первые 14 дней развития обнаружили одинаковую устойчивость к свинцу по результатам корневого теста. Следовательно, с возрастом у растений устойчивой популяции проявляются новые, более тонкие механизмы адаптации к избытку металла, отражением которых служит стимуляция карбоангидразной активности, и метод корневого теста в обычно применяемой форме не обнаруживает всех различий между популяциями. Сходный эффект был получен при сравнении действия свинца на другой чувствительный к действию тяжелых металлов физиологический показатель — обводненность листьев этих же групп растений (Косицин и др., 1985).

В третьей серии опытов изучалось действие свинца на карбоангидразу из листьев *Aster alpinus* при внесении его в гомогенаты листьев. Растения выращивали в тех же условиях, что и в предыдущей серии опытов, использовали растения того же возраста и в тех же вариантах: не имевшие контакта со свинцом и которые в течение 14 дней росли на растворе с $2 \cdot 10^{-4}$ M концентрацией свинца для определения их устойчивости. В последнем случае проростки были разделены по устойчивости к свинцу на три группы: 1 — с приростом от 1 до 8 мм, 2 — с приростом от 9 до 15 мм, 3 — с приростом более 15 мм. В наших опытах использовали только растения первой и третьей групп после двухмесячного роста на растворе Арнона. В опыт брали здоровые листья, закончившие рост. Результаты этой серии опытов приведены в табл. 4, каждая строка которой соответствует одному опыту. В таблице даны отношения Pb/K карбоангидразной активности в гомогенате с добавкой свинца — к активности без нее. Опыты показали, что фермент неустойчивой популяции инактивируется при самых малых испытанных концентрациях свинца, начиная от 10^{-7} М. В гомогенатах устойчивой популяции инактивирующее действие отчетливо проявляется только при 10^{-4} М концентрации свинца. Устойчивость карбоангидразной активности к инактивирующему действию свинца обнаруживает также связь с внутрипопуляционной изменчивостью общей устойчивости: при 10^{-4} и 10^{-3} М концентрациях свинца она заметно выше в группе 3.

ТАБЛИЦА 4

Действие свинца in vitro на активность карбоангидразы из листьев *Aster alpinus* (величина отношения Pb/K)

№ популяции	№ группы	Концентрация свинца, моль/л				
		10^{-7}	10^{-6}	10^{-5}	10^{-4}	10^{-3}
Растения, не имевшие контакта со свинцом						
1		—	—	0.57	0.36	—
		0.69	0.85	0.52	—	—
3		—	—	0.91	0.46	—
		1.11	1.07	0.90	—	—
Растения, подвергавшиеся действию свинца						
1	1	—	—	—	0.24	0.20
		—	—	0.79	0.55	—
		1.13	1.13	0.71	—	—
3	1	—	—	—	0.39	0.28
		—	—	1.05	0.66	—
		1.10	0.77	—	—	—
	3	—	—	—	0.72	0.68
		—	—	1.10	1.08	—
		1.80	1.20	1.50	—	—

Имеет значение предварительная адаптация растений к действию свинца. Устойчивость карбоангидразной активности к 10^{-5}—10^{-4} М концентрациям свинца повышается у растений, подвергавшихся его действию на ранних стадиях развития. Похожее явление описано для фосфатазы из корней *Deschampsia cespitosa* (Cox, Hutchinson, 1980). Авторы наблюдали, что устойчивость фермента к меди in vitro повышается, если растения ранее находились на растворах, содержавших избыток меди. В отличие от наших результатов эффект наблюдался только у металлоустойчивой популяции.

На основании опытов in vitro можно сделать вывод, что устойчивые растения *Aster alpinus* имеют механизмы, защищающие ферменты от действия свинца на клеточном уровне. Наши опыты не позволяют сделать однозначный вывод об их природе, так как одинаковый эффект могут дать различные факторы. Возможно, что устойчивая популяция имеет модифицированную форму карбоангидразы, обладающую повышенной устойчивостью к свинцу, или что клетки устойчивой популяции содержат комплексообразователь, иммобилизующий свинец в физиологически неактивную форму. Если устойчивость обусловлена наличием такого вещества, оно должно быть растворимым, так как клеточные оболочки и бóльшая часть форменных элементов клетки удалялись при обработке гомогената.

Обращает на себя внимание значительная активация карбоангидразы в гомогенатах устойчивой популяции при малых концентрациях свинца (см. табл. 4). Активация ферментов тяжелыми металлами in vitro наблюдается редко, так как при случайных изменениях конфигурации молекулы, которые обычно вызывают тяжелые металлы, более вероятна потеря активности. Повышение карбоангидразной активности свинцом в гомогенате, по-видимому, имеет иную природу, чем такое же явление в целых растениях, которое мы считаем приспособительной реакцией. Последнее осуществляется скорее всего за счет усиления синтеза фермента и является длительным процессом, который может идти только в целом организме. Быстрое повышение активности в гомогенате кажется нам возможным только в том случае, если в листьях присутствует ингибитор фермента, действие которого прекращает свинец. Направленная выработка такого вещества как способ быстрой регулировки карбоангидразной активности в ответ на появление в листьях свинца логически возможна. Она может происходить при формировании устойчивой популяции параллельно с усилением синтеза карбоангидразы для более тонкой регулировки физиологических процессов в условиях меняющихся концентраций свинца. С другой стороны, таким ингибитором может случайно оказаться одно из многочисленных биологически активных веществ, освобождающихся при разрушении клетки. Решение этого и многих других вопросов, которые вызывает реакция карбоангидразы при контактах со свинцом в гомогенате листьев, требует изучения действия свинца на максимально очищенный фермент.

Проведенное нами исследование позволяет сделать следующие выводы.

1. После экспонирования в течение 8—11 суток растений обычной популяции *A. alpinus* на растворах с концентрацией свинца от $6 \cdot 10^{-5}$ до $5 \cdot 10^{-4}$ М происходит снижение карбоангидразной активности в листьях.

2. Экспонирование в тех же условиях растений устойчивой к свинцу популяции вызывает значительное повышение карбоангидразной активности в листьях. Этот эффект можно рассматривать как адаптивную реакцию на избыток свинца.

3. При внесении свинца в гомогенат листьев карбоангидразная активность ингибируется у обычной популяции при концентрации металла 10^{-7} М, у устойчивой популяции — 10^{-4} М. Следовательно, в листьях устойчивой популяции действует фактор, защищающий карбоангидразу от ингибирующего действия свинца, или устойчивая популяция имеет модифицированную форму фермента, обладающую повышенной устойчивостью к свинцу.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В., Косицин А. В., Игошина Т. И., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* L. на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 466—473. — *Йорданов И. Т., Меракчийска М. Т.* Влияние на оловото върху интензивността на фотосинтезата, распределнието на C^{14}, състава на структурните белтъци на хлоропластите и спектралните свойства на ПС I и ПС II. — Физиол. на растен., 1976, т. 2, № 3, с. 3—7. — *Косицин А. В.* Растительная карбоангидраза. — Усп. соврем. биол., 1977, т. 83, № 1, с. 86—95. — *Косицин А. В., Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И.* Внутрипопуляционная изменчивость металлоустойчивости в некоторых южноуральских популяциях *Aster alpinus* L. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1084—1091. — *Asencio C. J., Cedeno-Maldonado A.* Effects of cadmium on carbonic anhydrase and activities dependent on electron transport of isolated chloroplasts. — J. Agr. Univ. P. R., 1979, vol. 63, N 2, p. 195—201. — *Bakardjieva N. T.* In vivo and in vitro study of the effect of Ca, Cu, Mn and Fe ions on the izoenzymes of the ascorbate oxidase in green and etiolated pea plants. — C. R. Acad. Sci. Bulg., 1977, t. 30, N 11, p. 1637—1640. — *Cox R. M., Hutchinson T. C.* The response of root acid phosphatase activity to heavy metal stress in tolerant and non-tolerant clones of two grass species. — New Phytol., 1980, vol. 86, N 4, p. 359—367. — *Cox R. M., Thurman D. A., Brett M.* Some properties of the soluble acid phosphatases of roots of zinc-tolerant and non-tolerant clones of *Anthoxantum odoratum*. — New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 547—552. — *Homer J. R., Cotton R., Evans E. H.* The effects of lead on whole-leaf photosynthesis determined by fluorescense measurements. — Biochem. Soc. Trans., 1979, vol. 7, N 6, p. 1259—1260. — *Maier R.* Die wirkung von Blei auf die NAD$^+$-abhängige Malat-Dehydrogenase in *Medicago sativa* L. und *Zebrina pendula* Schnizl. — Zeit. Pflanzenphysiol., 1977, Bd 85, Hf 4, S. 319—326. — *Maier R.* Untersuchungen zur Wirkung von Blei auf die Saure Phosphatase in *Zea mays* L. — Zeit. Pflanzenphysiol., 1978, Bd 87, Hf 4, S. 347—354. — *Mathys W.* Enzymes of heavy-metal-resistant and non-resistant populations of *Silene cucubalus* and their interaction with some heavy metals in vitro and in vivo. — Physiol. Plant., 1975, vol. 33, N 2, p. 161—165. — *Mathys W.* The role of malate, oxalate and mustard oil glucosides in evolution of zinc-resistance in herbage plants. — Physiol. Plant., 1977, vol. 40, N 2, p. 130—136. — *Mukherji S., Maitra P.* Growth and metabolism of germinating rise (*Orysa sativa* L.) seeds as influenced by toxic concentration of lead. — Zeit. Pflanzenphysiol., 1977, Bd 81, Hf 1, S. 26—33. — *Rickli E. E., Ghasanfar S. A. S.*, *Gibbons . H.*, *Edsall J.-T.* Carbonic anhydrases from human erythrocytes. — J. Biol. Chem., 1964, vol. 239, N 4, p. 1065—1068. — *Wainwright S. J.*, *Woolhouse H. W.* Inhibition by zinc of cell wall acid phosphatases of *Agrostis tenuis* Sibth. — J. Exp. Bot., 1978, vol. 29, N 109, p. 525—531. — *Weigel H.*, *Jäger H. J.* Der Einfluß von Schwermetallen auf Wachstum und Stoffwechsel von Buschbohnen. — Angew. Bot., 1980, Bd 54, Hf 3/4, S. 195—202.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1984.

SUMMARY

The effect of lead in vivo and in vitro upon carbonic anhydrase activity of *Aster alpinus* populations which differ in their metal tolerance, has been studied. It was shown that in the leaves of the lead tolerant population there is a factor, defending carbonic anhydrase from the inhibiting effect of lead. The possibility of the emergence of enzyme adaptive reactions in the population which is tolerant to the lead surplus, is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.37 : 582.682

П. Г. Жукова

КАРИОТИПЫ ТРЕХ ВИДОВ РОДА PAPAVER (PAPAVERACEAE) С СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

P. G. ZHUKOVA. THE CARYOTYPES OF THREE SPECIES OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) FROM THE NORTH-EAST OF ASIA

Приводятся описания кариотипов трех видов мака: *Papaver microcarpum*, *P. hypsipetes*, *P. detritophilum*.

Род *Papaver* L. на северо-востоке Азии представлен исключительно видами секции *Scapiflora* Reichenb. (Буш, 1913; Толмачев, 1923, 1975; Попов, 1937; Rändel, 1974). Большинство видов секции характеризуется полиморфизмом и сложной внутривидовой дифференциацией. Многообразие форм арктических и субарктических маков давно привлекало к себе внимание исследователей. Это нашло отражение в многочисленных публикациях и до сих пор составляет предмет оживленных дискуссий (Толмачев, 1923; Lundström, 1923; Nordhagen, 1931; Knaben, 1958; Knaben, Nylander, 1970; A. Löve, 1962; Rändel, 1974; Толмачев, Петровский, 1973; Петровский, 1983).

Необычайно широкая амплитуда варьирования основных диагностических признаков (окраска, размеры и форма цветка, форма лепестков, число тычинок, размер и окраска пыльников, форма коробочки и др.) иногда даже в пределах небольших локальных популяций создает серьезные трудности при установлении видовой принадлежности маков и родственных отношений между ними, поэтому, кроме изучения макроморфологических признаков, необходимо учитывать и другие данные, в том числе кариологические, значение которых возрастает по мере их накопления.

В настоящее время в литературе имеются сведения о числах хромосом у 79 видов рода *Papaver*, 20 из которых относятся к секции *Scapiflora* (ХЧЦР, 1969; Löve A., Löve D., 1975).

Хромосомные числа маков из секции *Scapiflora* с европейского и американского севера составляют полиплоидный ряд с основным числом $x=7$, $2n=14$, 28, 42, 56, 70, 84 (Knaben, 1959). Такие же результаты получены нами для 22 видов рода *Papaver* этой секции с северо-востока Азии (Петровский, Жукова, 1983; Жукова, Петровский, 1984). Однако работ по изучению морфологии хромосом у видов рода *Papaver* очень мало. Достаточно полно описаны кариотипы лишь у нескольких европейских и средиземноморских видов, таких как *P. argemone* L. — $2n=14$; *P. rhoeas* L. — $2n=14$; *P. pseudohaussknechtii* Fedde — $2n=14$; *P. tenuissimum* (Heldr.) Fedde — $2n=14$; *P. somniferum* L. — $2n=22$ (Koopmans, 1954, 1956; Feinbruun, 1963; Grover, Malik, 1969).

О морфологии хромосом у маков из секции *Scapiflora* до некоторой степени можно судить по рисункам, приведенным в работе G. Knaben (1959). Она изучила *P. hultenii* Knaben — $2n=42$ — с Аляски, *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. — $2n=56$ — из Гренландии и *P. radicatum* Rottb. — $2n=42$, 70 — из Норвегии.

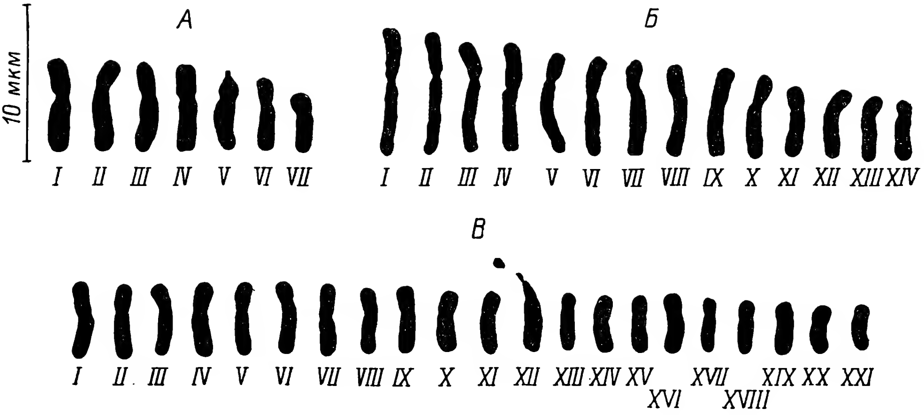

А
Б
В
10 мкм
I II III IV V VI VII
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV XV XVI XVII XVIII XIX XX XXI

Рис. 1. Гаплоидные хромосомные наборы.

Здесь и на рис. 2: *А* — *Papaver microcarpum*, *Б* — *P. hypsipetes*, *В* — *P. detritophilum*.

Кариотипы большинства арктических видов остаются до сих пор слабо изученными.

Материалы и методика

Изучены кариотипы у трех видов: *P. microcarpum* DC., *P. hypsipetes* Petrovsky и *P. detritophilum* Petrovsky. Образцы этих видов были собраны в различных районах Чукотки (табл. 1). Цитологическое изучение проводили на корнях молодых проростков. Семена брали из гербария и проращивали в чашках Петри при комнатной температуре. Семена прорастали обычно на 7—8-й день после посева. Корешки длиной 0.6—0.8 см обрабатывали насыщенным водным раствором парадихлорбензола в течение 2 ч или 0.01 %-ным раствором колхицина в течение 1.5 ч при комнатной температуре. Наилучшие результаты получены при обработке парадихлорбензолом. После предобработки корешки фиксировали по Батталья (5 : 1 : 1 : 1) и окрашивали по Фёльгену с предварительным гидролизом в 50 %-ной соляной кислоте в течение 20 мин при комнатной температуре, затем раздавливали на предметном стекле в 45 %-ной уксусной кислоте. Измерения хромосом сделаны на микрофотографиях 5—6 метафазных пластинок. При морфологической классификации хромосом терминология откорректирована в соответствии с предложениями, сделанными Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). Определяли длину короткого плеча (S), длинного плеча (L), общую длину $S+L$ хромосомы (в мкм) и вычисляли центромерный индекс $I^c=S/(S+L)$ (в %), по которому определяли морфологический тип хромосом. Гаплоидные хромосомные наборы представлены на рис. 1, метафазные пластинки — на рис. 2; параметры кариотипов — в табл. 2—4.

Papaver microcarpum — растения этого вида из трех местообитаний имеют одинаковое число хромосом и идентичные кариотипы (рис. 1, 2, табл. 2). Хромосомный набор представлен одной парой (I) метацентрических, пятью парами (II, III, IV, VI, VII) субметацентрических и одной парой (V) субакроцентрических хромосом. Хромосомы I, II, III и IV пар самые крупные, сходные между собой по размеру. Хромосомы V и VI пар средние, одинаковые по длине; V пара хромосом — спутничная. Спутник маленький, булавовидный, находится на коротком плече хромосомы. Обычно эта пара хромосом гетероморфна по длине спутничной нити. У одного гомолога спутник находится на длинной нити, тогда как спутник второго гомолога притянут к плечу и спутничная нить в этом случае незаметна. Хромосомы VII пары самые короткие. Суммарная длина хромосом гаплоидного набора 29.5 мкм.

Papaver hypsipetes — образцы растений этого вида из пяти пунктов Западной Чукотки имеют одинаковое число хромосом и идентичные кариотипы (рис. 1, 2; табл. 3). Хромосомный набор представлен тремя группами хромосом:

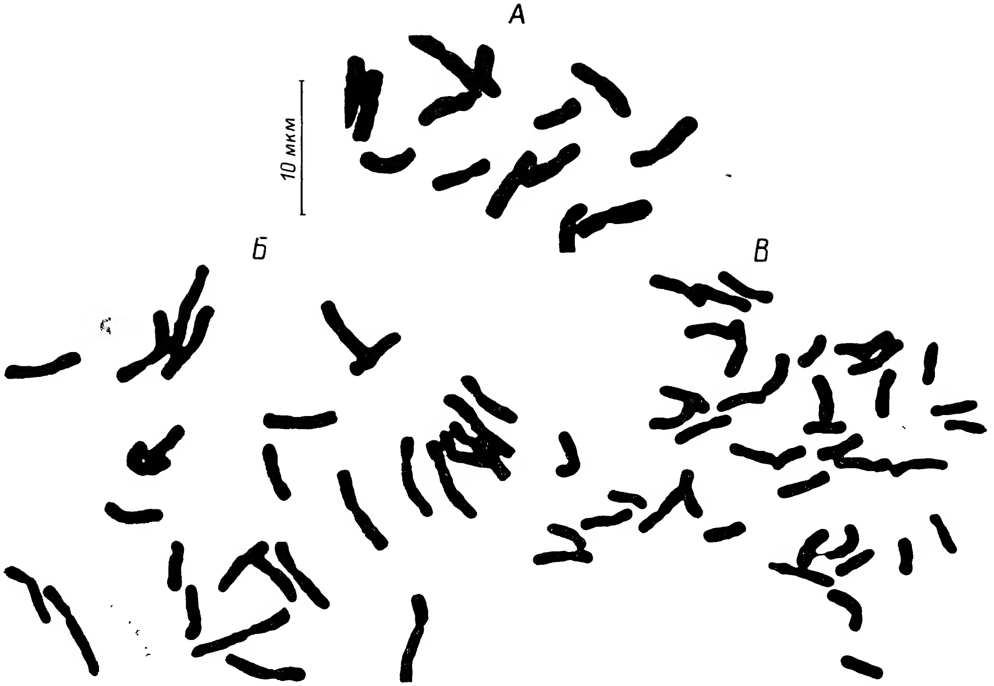


Рис. 2. Микрофотографии метафазных пластинок.

метацентрические (I, IV, IX), субметацентрические (II, III, V, VI, VII, VIII, X, XI, XII, XIII) и субакроцентрические (XIV). Хромосомы I—V пар самые крупные и сходные между собой по размеру. Хромосомы VI—X пар составляют группу средних по длине хромосом. На коротком плече самой маленькой субакроцентрической хромосомы (XIV) имеется образование, сходное со спутничной нитью, но без спутника. Иногда эта нить превышает длину самой хромосомы. Суммарная длина хромосом гаплоидного набора 67.3 мкм.

Papaver detritophilum — растения этого вида из пяти однотипных местообитаний с Западной, Южной и Восточной Чукотки имеют одинаковое число хромосом и идентичные кариотипы (рис. 1, 2; табл. 4). Хромосомный набор представлен тремя парами (I, VII, XIV) метацентрических, пятнадцатью парами (II, III, IV, V, VI, VIII, IX, X, XI, XV, XVI, XVII, XVIII, XIX, XX) субметацентрических и тремя парами (XII, XIII, XXI) субакроцентрических хромосом. Хромосомы I—VII пар самые крупные и сходные между собой по длине. Группу средних по размеру хромосом составляют пары VIII—XIV, из которых одна (XII) спутничная. Спутник тандемный и всегда хорошо просматривается на обоих гомологах. Хромосомы XV—XXI пар самые маленькие и близки между собой по размеру. Суммарная длина хромосом гаплоидного набора — 72.4 мкм.

Кариологическое изучение трех видов рода *Papaver* секции *Scapiflora* из различных районов северо-востока Азии показало, что они имеют разные числа хромосом: 2n=14, 28, 42, составляющие полиплоидный ряд с x=7. Хромосомные наборы представлены тремя группами хромосом: метацентрическими, субметацентрическими и субакроцентрическими. Особенностью кариотипов является преобладание в них субметацентрических хромосом. Среди субакроцентрических хромосом идентифицируется одна пара спутничных хромосом. Эта пара хромосом характерна для всех трех описанных видов.

У *P. microcarpum* (2n=14) спутничные хромосомы гетероморфны по длине спутничной нити. Такой гетероморфизм был ранее отмечен у некоторых европейских и средиземноморских видов (*P. argemone*, *P. pseudohaussknechtii*, *P. rhoeas*, *P. somniferum*, *P. tenuissimum*). Спутники у *P. microcarpum* маленькие, булавовидные, как и у представителей этой секции, описанных Knaben (1959).

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом исследованных видов маков

Вид и номер образца	2n	Место и дата сбора, коллектор
Papaver microcarpum		
СГ-78-501	14	Западная Чукотка, гора Раздельная, сухой склон сопки, 28 VII 1978, В. В. Петровский
СГ-76-1701	14	Западная Чукотка, пос. Билибино, сухой склон сопки, 1 VIII 1976, В. В. Петровский
СГ-80-502	14	Южная Чукотка, хр. Северный Пекульней, сухой склон сопки, 8 VIII 1980, А. А. Коробков
Papaver hypsipetes		
С-80-125	28	Западная Чукотка, бассейн р. Тытлиутин, галечник, 11 VIII 1980, В. В. Петровский
СГ-81-02	28	Западная Чукотка, бассейн р. Илирнейвеем, галечник, 2 IX 1981, В. В. Петровский
СГ-82-04	28	Западная Чукотка, пос. Стадухино, галечник ручья, 17 VII 1982, Т. М. Заславская
СГ-82-05	28	То же
СГ-82-06	28	» »
СГ-82-07	28	» »
СГ-82-14	28	Западная Чукотка, пик Советской Гвардии, галечник ручья, 15 VIII 1982, Т. М. Заславская
СГ-82-15	28	Западная Чукотка, бассейн р. Левой Саламихи, галечник, 25 VII 1982, В. В. Петровский
Papaver detritophilum		
СГ-80-400	42	Западная Чукотка, бассейн р. Энмынваам, галечник, 1 VII 1980, А. А. Коробков
С-80-59	42	Западная Чукотка, бассейн р. Быстрянки, галечник, 25 VII 1980, В. В. Петровский
СГ-77-193	42	Южная Чукотка, бассейн р. Бычьей, галечник, 26 VII 1977, П. Г. Жукова
СГ-81-50	42	Южная Чукотка, бассейн р. Танюрер, галечник, 22 VII 1981, А. А. Коробков
СГ-79-80	42	Восточная Чукотка, бассейн р. Амгуэмы, 174 км трассы, склон каньона, 15 VIII 1979, Т. В. Плиева
СГ-79-81	42	То же

Спутничные хромосомы *P. hypsipetes* (2n=28) имеют образование, сходное со спутничной нитью, но без спутника; длина его иногда превышает длину самой хромосомы. Аналогичное образование было отмечено в кариотипе у *P. rhoeas* (Koopmans, 1956).

Наличие тандемного спутника является отличительной особенностью кариотипа *P. detritophilum* (2n=42). Подобный морфологический элемент не был ранее отмечен у представителей рода *Papaver*.

ТАБЛИЦА 2

Параметры (мкм) кариотипа гаплоидного набора *Papaver microcarpum* (2n=14)

Хромосомы	S	L	$S+L$	$I^c = S/(S+L)$
I	2.1	2.9	5.0	42.0
II	1.5	3.5	5.0	30.0
III	1.4	3.2	4.6	30.4
IV	1.6	2.8	4.4	34.0
V	0.5	3.2	3.7	13.7
VI	1.3	2.4	3.7	35.1
VII	1.0	2.1	3.1	32.5

ТАБЛИЦА 3

Параметры (мкм) кариотипа гаплоидного набора *Papaver hypsipetes* (2n=28)

Хромосомы	S	L	$S+L$	$I^c = S/(S+L)$
I	2.9	4.0	6.9	42.0
II	2.4	4.0	6.4	37.4
III	2.1	3.7	5.8	36.2
IV	2.4	3.2	5.6	42.8
V	1.8	3.7	5.6	32.1
VI	2.1	3.2	5.3	37.4
VII	1.6	3.5	5.1	31.3
VIII	1.3	3.5	4.8	27.0
IX	1.8	2.7	4.5	40.0
X	1.3	2.9	4.2	30.9
XI	1.3	2.4	3.7	35.1
XII	1.0	2.4	3.4	29.4
XIII	1.0	2.1	3.1	32.2
XIV	0.5	2.4	2.9	17.2

ТАБЛИЦА 4

Параметры (мкм) кариотипа гаплоидного набора *Papaver detritophilum* (2n=42)

Хромосомы	S	L	$S+L$	$I^c = \frac{S}{S+L} \times$ $\times 100$ %	Хромосомы	S	L	$S+L$	$I^c = \frac{S}{S+L} \cdot 100$ %
I	2.4	2.7	5.1	47.0	XII	0.5	2.6	3.1	16.1
II	1.6	2.7	4.3	32.2	XIII	0.5	2.6	3.1	16.1
III	1.6	2.7	4.3	37.2	XIV	1.3	1.8	3.1	41.9
IV	1.6	2.7	4.3	37.2	XV	0.8	2.1	2.9	27.5
V	1.6	2.7	4.3	37.2	XVI	0.8	2.1	2.9	27.5
VI	1.0	3.3	4.3	23.2	XVII	0.8	2.1	2.9	27.5
VII	1.8	2.5	4.3	41.8	XVIII	0.8	1.8	2.6	30.9
VIII	1.3	2.4	3.7	35.1	XIX	0.8	1.8	2.6	30.9
IX	1.3	2.4	3.7	35.1	XX	0.8	1.6	2.4	33.3
X	1.0	2.1	3.1	32.2	XXI	0.5	1.8	2.3	21.7
XI	1.0	2.1	3.1	32.2					

Сходство между собой кариотипов *P. microcarpum*, *P. hypsipetes* и *P. detritophilum* по морфологии некоторых хромосом заставляет думать, что эти виды могут иметь общую часть генома и, следовательно, определенную степень родства. Работа проводилась при постоянной консультации О. И. Захарьевой, за что считаю приятным долгом ее искренне поблагодарить.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1981, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Буш Н. А.* Род *Papaver* L. — В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Пгр., 1913, с. 15—27. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Числа хромосом у видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) на северо-востоке Азии. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 362—368. — *Петровский В. В.* Новые таксоны рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 229—236. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 749—760. — *Попов М. Г.* Род *Papaver* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1937, с. 598—646. — *Толмачев А. И.* О европейских расах *Papaver radicatum* Rottb. — Бот. мат. (Ленинград), 1923, т. 4, вып. 11/12, с. 1—10. — *Толмачев А. И.* Род *Papaver* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 7. Л.; Наука, 1975, с. 7—32. — *Толмачев А. И., Петровский В. В.* Новые виды *Papaver* с крайнего северо-востока Азии. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1127—1130. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Feinbruun N.* Chromosomes of some East Mediterraneae *Papaver* species. — Caryologia, 1963, vol. 16, N 3, p. 649—652. — *Grover J. S., Malik C. P.* Karyological studies in some *Papaver* species. — Genetica Iberica, 1969, vol. 21, f. 1—2, p. 1—9. — *Knaben G. Papaver* studies. Apology for *P. radicatum* Rottb. as an Icelandic-Scandinavian species. — Blyttia, 1958, N 2, p. 61—80. — *Knaben G.* On the evolution of the *radicatum*-group of the *Scapiflora* papavers as studied in 70 and 56 chromosome species. Part B. Experimental studies. — Opera Bot. (Lund), 1959, vol. 3, N 3, p. 1—96. — *Knaben G., Nylander N.* On the typification of *Papaver radicatum* Rottb. and its nomenclatural consequences. — Bot. Not. (Lund), 1970, vol. 123, f. 2, p. 338—345. — *Koopmans A.* A karyological study of *Papaver argemone*. — Excerpta Medica, 1954, vol. 8, p. 418—420. — *Koopmans A.* A trisomic *Papaver rhoeas*. — Genetica, 1956, Deel 28, Afl. 1—2, p. 35—41. — *Löve A.* Typification of *Papaver radicatum* — a nomenclatur detective story. — Bot. Not. (Lund), 1962, vol. 115, f. 2, p. 113—136. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. Vaduz: J. Cramer, 1975. 597 p. — *Lundström E.* Über *Papaver nudicaule* L. and *P. radicatum* Rottb. in Fennoskandia und Arktis so wie über einige mit *P. nudicaule* vernandte Arten. — Acta Horti Bergensis, 1923, vol. 7, p. 403—453. — *Nordhagen R.* Studien über die Skandinavischen Rassen des *Papaver radicatum* Rottb., so wie einige mit demselben verwechselte neue Arten. Vorlaufige Mitteilung. — Bergens Mus. Årb., Naturv. rekke, 1931, N 2, p. 1—50. — *Rändel U.* Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Papaver* L. sectio *Scapiflora* Reichenb. (*Papaveraceae*). — Fed. Repert., 1974, Bd 84, Hf 9—10, p. 655—732.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1984.

УДК 581.331.2 : 547.965.3

О. А. Хведынич, С. А. Петрик

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ РНК В ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРНАХ

O. A. KHVEDYNICH, S. A. PETRICK. DYNAMICS OF RIBONUCLEIC ACID ACCUMULATION IN POLLEN GRAINS

Исследовали динамику накопления РНК в генеративных и вегетативных ядрах 2-клеточных (*Lilium regale*) и 3-клеточных (*Triticale*) пыльцевых зерен методом двухволновой цитофотометрии. Обнаружено различие динамики накопления РНК как между ядрами пыльцевых зерен разных типов, так и между генеративным и вегетативным ядрами в одном пыльцевом зерне. В вегетативных ядрах 3-клеточной пыльцы накапливаемая РНК выявляется на протяжении всей интерфазы, 2-клеточной — в основном только в начале этого периода, при созревании пыльцевых зерен РНК обнаруживается незначительно. В генеративных ядрах обоих типов пыльцы наиболее интенсивно накопление РНК происходит в ранний период развития, когда в них имеется ядрышко. После исчезновения ядрышка отмечается спад интенсивности накопления. Затем в 3-клеточной пыльце количество РНК снова увеличивается, а в 2-клеточной — уровень РНК не возрастает до созревания пыльцы.

Вопросы метаболизма пыльцы давно привлекают внимание исследователей. Интерес к ним значительно возрос в связи со стремлением к более глубокому познанию процессов опыления—оплодотворения. Длительное время для изучения пыльцевых зерен применяли качественную цитохимию, методами которой было показано, что развивающиеся пыльцевые зерна претерпевают не только морфологические, но и цитохимические преобразования (Полякова, 1963; Болховских, 1963, 1965, и др.).

В последнее время все больше внимания уделяется количественным исследованиям нуклеиновых кислот, позволяющим глубоко вскрыть функциональные особенности формирующихся пыльцевых зерен (Резникова, Бугара, 1975; Банникова и др., 1976, 1978; Ермаков и др., 1980; Хведынич и др., 1983, и др.). В результате этих работ было определено количество ДНК в вегетативных и генеративных ядрах пыльцевых зерен ряда растений, а также изучена динамика ее синтеза. Репликация ДНК, как известно, представляет собой высокоспецифичный процесс, подчиненный строгому количественному контролю. Синтез РНК, напротив, в различных клетках сильно варьирует, и интенсивность его зависит от частоты клеточных делений, дифференцировки клеток и т. п., поэтому количество РНК, синтезируемое в ядре, может меняться в соответствии с потребностями клетки. В ранних работах (Ogur e. a., 1951; Woodward, 1958) изучали общее количество РНК в развивающихся пыльцевых зернах. Впоследствии с применением в основном биохимических методов исследования появилась возможность получить данные о приуроченности синтеза разных классов РНК к определенным этапам развития пыльцевых зерен (Steffensen, 1966; Mascarenhas, Bell, 1970; Peddada, Mascarenhas, 1972, 1975).

Целью нашей работы было сравнительное изучение динамики накопления РНК в генеративных и вегетативных ядрах 2- и 3-клеточных пыльцевых зерен.

Материал и методика

Пыльцевые зерна *Lilium regale* и *Triticale* на разных стадиях развития фиксировали по Карнуа. В качестве красителя для цитофотометрических исследований использовали комплекс галлоцианин—хромовые квасцы (ГХК) (Einarson, 1951). Для удаления ДНК материал обрабатывали ДНК-азой (Дейч, 1969). Двухволновую цитофотометрию ядер пыльцевых зерен проводили на фотометре фирмы «Reichart». Рабочие длины волн составляли 510 и 570 нм. Статистическую обработку результатов осуществляли при помощи настольной ЭВМ «Tectronix». Для исследования морфологии пыльцевых зерен материал окрашивали по Фёльгену.

Результаты и обсуждение

Исследование динамики накопления РНК в генеративном и вегетативном ядрах развивающегося пыльцевого зерна *Lilium regale* показало, что в ранней интерфазе эти ядра по количеству РНК почти не различаются (см. рисунок, *А*, *1*). Морфология ядер также сходна: они округлые, содержат по одному-два ядрышка, хроматин представлен длинными нитями с чередованием сильно конденсированных и менее конденсированных участков.

В ходе развития пыльцевых зерен между их ядрами возникают различия, как морфологические, так и по количеству РНК. По мере продвижения генеративной клетки и вегетативного ядра к центру пыльцевого зерна хроматин в ядре генеративной клетки становится более компактным, ядрышко уменьшается в размерах; в вегетативном ядре увеличивается количество гранул конденсированного хроматина. В этот период ядра проявляют большое сродство к ГХК, причем вегетативное ядро вначале окрашивается несколько интенсивнее генеративного. В дальнейшем вегетативное ядро в клетке занимает центральное положение, приобретает неправильную форму, часто становится лопастным. В этот период в нем наблюдается максимальное количество РНК. Затем количество выявляемой РНК уменьшается, а к моменту созревания пыльцевого зерна РНК почти не обнаруживается.

Ядро генеративной клетки по количеству РНК значительно превосходит вегетативное. Наиболее интенсивно количество РНК в ядре генеративной клетки увеличивается в период перемещения ее к центру пыльцевого зерна, затем оно возрастает незначительно.

По мере продвижения генеративной клетки и вегетативного ядра к центру пыльцевого зерна отмечается увеличение интенсивности окрашивания его цитоплазмы, что, вероятно, связано с выходом РНК из вегетативного ядра.

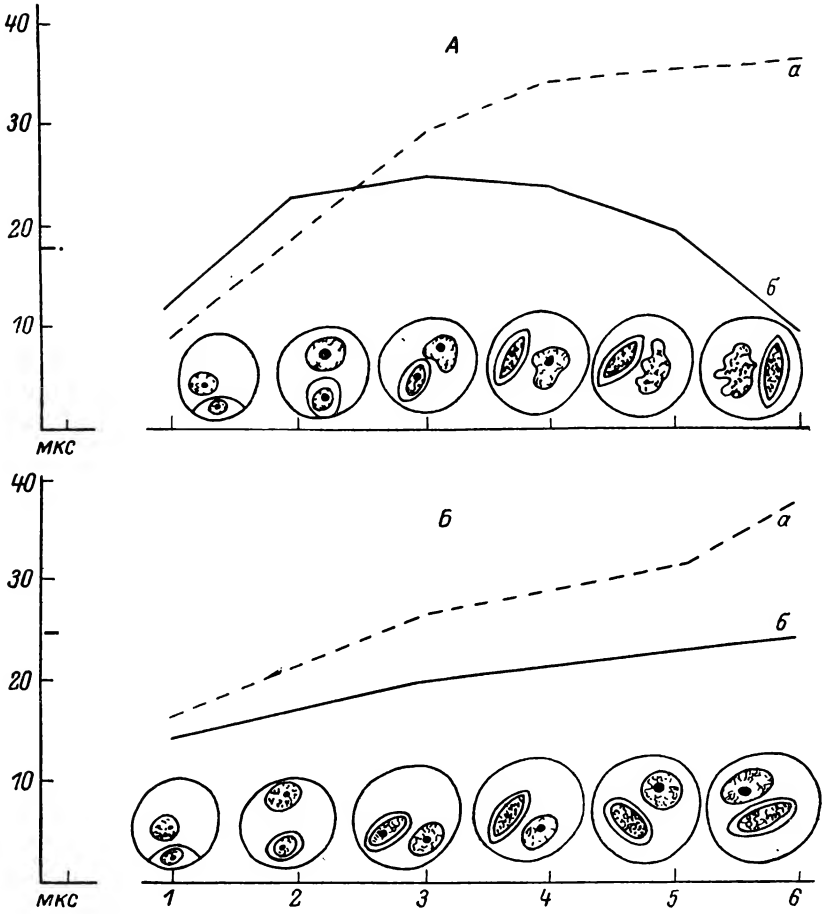
В пыльцевых зернах *Triticale* на разных стадиях их развития количество РНК в генеративном и вегетативном ядрах почти одинаково. Структура этих ядер также сходна. Хроматиновые нити, состоящие из конденсированных и слабоконденсированных участков, располагаются во всем объеме ядра, в обоих ядрах имеются крупные ядрышки. По мере продвижения генеративной клетки по пыльцевому зерну в ее ядре происходит конденсация хроматина, а ядрышко уменьшается в размерах, становится более гомогенным и исчезает.

Изменение структуры вегетативного ядра связано с деконденсацией хроматина. Хроматин вегетативного ядра на протяжении всего времени передвижения его к центру пыльцевого зерна становится более диффузным. В дальнейшем после исчезновения вакуоли в пыльцевом зерне в вегетативном ядре вновь просматриваются участки конденсированного хроматина, крупное ядрышко с двумя-тремя вакуолями не исчезает вплоть до деления генеративной клетки.

Из кривых динамики накопления РНК в вегетативных и генеративных ядрах пыльцевых зерен *Triticale* (см. рисунок, *Б*) видно, что по количеству РНК генеративное ядро превосходит вегетативное. Эта разница в количестве РНК, по-видимому, обусловлена тем, что в генеративном ядре синтезируемая РНК накапливается, а из вегетативного выходит в цитоплазму. Выход РНК в цитоплазму вегетативной клетки начинается при перемещении генеративной клетки к центру пыльцевого зерна. В это время наблюдается незначительное окрашивание цитоплазмы; интенсивность окраски ее сильно увеличивается после того, как генеративная клетка достигнет центра пыльцевого зерна.

Сравнение кривых динамики накопления РНК у исследуемых видов позволяет сделать заключение о различии этого процесса в 2- и 3-клеточных пыльцевых зернах. Наиболее четко оно проявляется в вегетативных ядрах. Если в вегетативном ядре 3-клеточного пыльцевого зерна РНК обнаруживается на протяжении всей интерфазы, то в 2-клеточном — в основном в начале этого периода, а при созревании пыльцевых зерен РНК в вегетативных ядрах выявляется очень незначительно.

Ранее в некоторых работах (Полякова, 1961; Болховских, 1965) описаны снижение количества РНК в ядрышке и почти полное исчезновение ее из хроматина вегетативного ядра в период продвижения генеративной клетки в глубь вегетативной у видов *Tradescantia*, *Crinum* и *Lilium*. для которых характерны



Кривые динамики накопления РНК в пыльцевых зернах *Lilium regale* (*А*), *Triticale* (*Б*).

а — генеративные ядра, *б* — вегетативные ядра, *мкс* — ядро микроспоры. *На оси ординат* — масса ядра, усл. ед.; *на оси абсцисс* — стадии развития пыльцевых зерен.

2-клеточные пыльцевые зерна, что согласуется с нашими результатами. Кроме того, при исследовании пыльцы методом люминесцентного микроспектрального анализа (Хведынич и др., 1983) также было обнаружено резкое снижение количества выявляемой РНК в вегетативных ядрах зрелых пыльцевых зерен при флуорохромировании их акридиновым оранжевым. Однако предварительная обработка препаратов уксусным ангидридом позволила выявить РНК даже в большем количестве, чем на ранних стадиях развития, что свидетельствует о переходе РНК в нуклеопротеидный комплекс. На основании этих данных можно сделать вывод о том, что при созревании 2-клеточных пыльцевых зерен РНК не выходит из вегетативного ядра в цитоплазму полностью, а большая часть ее вступает в прочную связь с белками и становится недоступной для выявления без соответствующих обработок.

У видов с 3-клеточными пыльцевыми зернами снижение выявления РНК наступает после образования спермиев (Полякова, 1963). Возможно, что уменьшение количества РНК в данном случае происходит в результате выхода ее из ядра, а не вследствие образования комплекса с белками, как в 2-клеточных пыльцевых зернах. Однако это предположение нуждается в дополнительной проверке.

Уменьшение количества РНК в вегетативных ядрах в результате выхода ее в цитоплазму известно давно. В развивающихся пыльцевых зернах ряда растений было обнаружено повышение базофилии цитоплазмы около этих ядер, что рассматривалось (Woodward, 1958; Полякова, 1961, 1963; Болховских, 1965) как следствие выхода РНК в цитоплазму.

При исследовании пыльцевых зерен *Lilium regale* и *Triticale* мы также отметили увеличение количества РНК в цитоплазме вегетативной клетки, о чем можно судить по усилению интенсивности ее окрашивания ГХК. При этом в пыльцевых зернах *L. regale* довольно интенсивная базофилия цитоплазмы вегетативной клетки проявляется при движении генеративной клетки к центру пыльцевого зерна, тогда как в пыльцевых зернах *Triticale* окраска цитоплазмы в основном усиливается после перемещения генеративной клетки в центр, а по мере ее движения интенсивность окраски увеличивается незначительно.

Таким образом, результаты наших исследований и данные литературы позволяют сделать вывод о том, что функционирование вегетативного ядра является специфичным для разных типов пыльцы. В 2-клеточных пыльцевых зернах наибольшая активность вегетативного ядра проявляется на ранних стадиях развития пыльцы. По мере созревания пыльцевых зерен функциональная активность этого ядра снижается. В 3-клеточных пыльцевых зернах на ранних стадиях развития активность вегетативного ядра выражена не очень сильно, однако она не снижается, а, наоборот, увеличивается вплоть до образования спермиев.

Такая разница в поведении вегетативного ядра, вероятно, определяется его ролью в делении генеративной клетки и образовании спермиев. По мнению ряда авторов (Герасимова-Навашина, 1951; Руденко, 1956; Vasart, 1958; Полякова, 1961, 1963; Якобсон, 1968; Литвиненко, 1970; Банникова, 1975; Кордюм и др., 1980, и др.), вегетативное ядро необходимо при спермиогенезе, где бы он ни происходил. Подтверждением этому является тот факт, что у видов с 2-клеточной пыльцой вегетативное ядро всегда выходит в пыльцевую трубку и находится вблизи делящейся генеративной клетки. Кроме того, в этом ядре возобновляется синтез РНК (Хвединич и др., 1983). У видов с 3-клеточной пыльцой, вероятно, после образования спермиев стадия активности вегетативного ядра заканчивается и наступает стадия спада (Vasart, 1958; Батыгина, 1974). В связи с этим следует отметить, что у видов с 2-клеточной пыльцой активность вегетативного ядра, по-видимому, проявляется дважды: в начале развития пыльцевых зерен и затем в пыльцевой трубке, тогда как у видов с 3-клеточной пыльцой вегетативное ядро активно только в пыльцевых зернах, где заканчивается спермиогенез.

Сравнительный анализ кривых динамики накопления РНК в ядрах генеративных клеток обоих типов пыльцы показал, что наиболее интенсивное накопление РНК отмечается в ранний период ее развития, когда в генеративных ядрах имеется ядрышко. Затем, когда ядрышко исчезает, происходит некоторый спад интенсивности накопления РНК. В дальнейшем в 3-клеточных пыльцевых зернах снова наблюдается увеличение количества РНК, а в 2-клеточных — уровень РНК не возрастает вплоть до созревания пыльцы.

Активация генеративного ядра в 3-клеточной пыльце, возможно, связана с подготовкой его к делению. В настоящее время известно, что при развитии микроспор синтез РНК хотя и происходит на протяжении всей интерфазы, но наиболее активно протекает после репликации ДНК и особенно в конце постсинтетического периода (Steffensen, 1966; Vigneron, 1978—1979). При этом синтезируется большое количество рибосомной РНК (Peddada, Mascarenhas, 1975). В генеративных ядрах 3-клеточных пыльцевых зерен в отличие от ядер микроспор накопление РНК перед их делением, по-видимому, происходит за счет синтеза информационной РНК, поскольку в этих ядрах отсутствуют ядрышки. Синтез же рибосомной РНК в генеративных ядрах проходит, вероятно, в более ранний период при наличии в них ядрышка.

Таким образом, на основании результатов наших исследований и данных литературы можно заключить, что различия в характере динамики накопления РНК в ядрах пыльцевых зерен разных типов являются закономерными и отражают специфику функциональной деятельности этих ядер.

Поскольку формирование в пыльнике 2-клеточной пыльцы заканчивается образованием генеративной клетки, дальнейшее развитие которой наступает только после прорастания пыльцы, то вероятно, что ядра обеих клеток вступают в так называемую стационарную фазу, когда функциональная деятельность их сводится к минимуму. Развитие в пыльнике 3-клеточной пыльцы завершается образованием спермиев, в связи с этим ядра вегетативной и генеративной клеток, очевидно, не проходят стационарной фазы, а остаются постоянно активными вплоть до деления генеративной клетки.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости. Киев: Наук. думка, 1975. 284 с. — *Банникова В. П.*, *Хведынич О. А.*, *Овсянникова О. В.*, *Заславский В. А.* Цитофотометрическое исследование синтеза ДНК в ядрах пыльцевых зерен некоторых покрытосеменных. — ДАН УССР, 1976, т. 6, сер. Б, с. 528—531. — *Банникова В. П.*, *Хведынич О. А.*, *Овсянникова О. В.* Исследование митотических циклов гаметогенеза некоторых покрытосеменных. — ДАН СССР, 1978, т. 240, № 4, с. 963—966. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Болховских З. В.* Некоторые цитохимические исследования деления микроспоры *Lilium*. — В кн.: IV совещ. эмбриологов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 9. — *Болховских З. В.* Динамика нуклеиновых кислот при формировании генеративной и вегетативной клеток пыльцевого зерна лилии. — Цитология, 1965, т. 7, № 6, с. 745—748. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1951, сер. 7, в. 2, с. 294—355. — *Дейч А.* Цитофотометрия нуклеиновых кислот. — В кн.: Введение в количественную цитохимию. М.: Мир, 1969, с. 265—284. — *Ермаков И. П.*, *Морозова Е. М.*, *Карпова Л. В.* О содержании ДНК в ядрах мужского гаметофита некоторых цветковых растений. — ДАН СССР, 1980, т. 251, № 4, с. 1021—1024. — *Кордюм Е. Л.*, *Недуха Е. М.*, *Сидоренко П. Г.* Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев: Наук. думка, 1980. 113 с. — *Литвиненко С. П.* Цитохимическое и гистохимическое исследование костра безостого: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1970. 28 с. — *Полякова Т. Ф.* К вопросу о роли вегетативного ядра в развитии мужского гаметофита. — Цитология, 1961, т. 3, № 3, с. 254—265. — *Полякова Т. Ф.* Изучение вегетативного ядра в пыльцевом зерне у *Echinops sphaerocephalum*. — Цитология, 1963, т. 5, № 1, с. 52—60. — *Резникова С. А.*, *Бугара А. М.* Цитофотометрическое исследование содержания ДНК и гистонов при микроспорогенезе у *Lilium candidum*. — В кн.: Тез. докл. XII междунар. бот. конгр. Т. 1. Л., 1975, с. 262 — *Руденко Ф. Е.* Вегетативная клетка и ее значение в развитии мужского гаметофита. — Научн. зап. Ужгород. гос. ун-та, 1956, Ботаника. 17 с. — *Хвединич О. О.*, *Банникова В. П.*, *Сердюк Л. С.* Цитохімічне дослідження чоловічого гаметофіта *Lilium regale* Wils. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 2, с. 57—59. — *Хведынич О. А.*, *Банникова В. П.*, *Шпилевая С. П.*, *Остапенко Е. К.* Исследование интерфазы митотического цикла при формировании мужских и женских гамет. — В кн.: Клеточный цикл растений. Матер. I Всес. совещ. Киев: Наук. думка, 1983, с. 93—106. — *Якобсон Л. Я.* Спермиогенез у *Rhododendron mucronulatum* Turcz. — Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 1968, № 8, с. 65—71. — *Einarson L.* On the theory of gallocyanin chromalum staining and its application for quantitative estimation of basophilis. A selective staining of exqusite progressivity. — Acta Pathol. Microbiol. Scand., 1951, vol. 28, p. 82—102. — *Mascarenhas J. P.*, *Bell A. E.* RNA synthesis during development of male gametophyte of *Tradescancia*. — Develop. Biol., 1970, vol. 21, N 4, p. 475—490. — *Ogur M.*, *Erickson R. O.*, *Rosen G. V. e. a.* Nucleic acids in relation to cell division in *Lilium longiflorum*. — Exp. Cell Res., 1951, vol. 2, N 1, p. 73—89. — *Peddada L.*, *Mascarenhas J. P.* 5S ribosomal RNA synthesis during pollen development. — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 7, p. 655—657. — *Peddada L.*, *Mascarenhas J. P.* The synthesis of 5S ribosomal RNA during pollen development. — Develop. Growth Diff., 1975, vol. 17, p. 1—8. — *Steffensen D. M.* Synthesis of ribosomal RNA during growth and division in *Lilium*. — Exp. Cell Res., 1966, vol. 44, N 1 p. 1—12. — *Vazart B.* Differentiation des cellules sexuales et fecondation chez les Phanerogames. — Protoplasmologia, 1958, vol. 7, N 3a, p. 1—158. — *Vigneron M.* Pollen and polinization. — L'inform. Sci. (France) 1978—1979, vol. 33, N 5, p. 207—285. — *Woodward I. W.* Intracellular amounts of nucleic acids and proteins during pollen grain growth in *Tradescantia*. — J. Biophis. Biochem. Cytol., 1958, vol. 4, N 4, p. 383—389.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 1 VIII 1984.

УДК 582.865 (477)

В. И. Мельник

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ *DAPHNE CNEORUM* (*THYMELAEACEAE*) НА УКРАИНЕ

V. I. MELNIK. DISTRIBUTION AND MODERN CONDITION OF *DAPHNE CNEORUM* (*THYMELAEACEAE*) IN THE UKRAINE

Изучены распространение и современное состояние редкого вида отечественной флоры *Daphne cneorum* на Украине. Исходя из кальцефильной природы вида объяснены причины дизъюнкций в его ареале. Установлена элиминация 8 местонахождений в республике, в том числе 7 из 25 известных для западных областей Украины. Предлагается создать ряд заказников в Полесье, Волынской лесостепи и Приднепровье.

Daphne cneorum L. — европейский горно-равнинный вид, дизъюнктивный ареал которого охватывает Атлантическую и Среднюю Европу, запад Средиземноморья, Балканы, западную часть Восточной Европы (Гроссет, 1964; Browicz, Gostyńska-Jakuszewska, 1967). В СССР основная часть местонахождений отмечена в Украинской ССР (Победимова, 1949; Котов, 1955). Для Белорусской ССР приведены лишь два местонахождения в Лельчицком р-не Гомельской обл. (Козловская, 1978; Рубан, 1979). В 300—400 км к северо-востоку от указанных местонахождений недавно выявлено новое в Брянской обл. РСФСР (Никончук, Шкред, 1984). Б. М. Козо-Полянский (1921) описал для Среднерусской возвышенности *D. julia* K.-Pol. — вид, который многие исследователи (Клеопов, 1928; Gajewski, 1937; Гроссет, 1964; Черепанов, 1981) объединяют с *D. cneorum*. J. Motyka (1947) приводил *D. julia* также для Подолии, указав, что этот вид является более кальцефильным и светолюбивым по сравнению с *D. cneorum* и в отличие от него (лесного вида) произрастает на меловых обнажениях и остепненных участках останцовых гор. Условия произрастания *D. julia* на Подолии аналогичны таковым на Среднерусской возвышенности. В обоих регионах вид входит в состав луговых петрофитных степей формации Cariceta humile (Шеляг-Сосонко и др., 1975; Лавренко, 1980; Васильченко, 1981 а, б). Очевидно, в аналогичных условиях двух географически удаленных возвышенностей сформировался экотип *D. cneorum*, известный в ботанической литературе как *D. julia*.

D. cneorum находится под угрозой исчезновения, поскольку в последние десятилетия происходит интенсивное сокращение ареала вида в Европе (Aymonin, 1981). Как редкий реликтовый вид *D. cneorum* внесен в «Красную книгу СССР» (1978), в «Червону книгу Української РСР» (1980) и «Красную книгу. . . Белорусской ССР» (1981). Вид взят под охрану также в Польше (Kwiatkowska, 1965; Świeboda, Kalemba, 1982), Франции (Lieutaghi, 1972), ГДР (Rothmaler, 1976), Румынии (Wirth, 1979), Чехословакии (Šomšák, 1981), Венгрии (Csapody, 1982), Болгарии («Червена книга. . .», 1984).

Для сохранения генофонда *D. cneorum* необходима организация заказников во всех пунктах произрастания («Редкие и исчезающие. . .», 1981). Конкретные мероприятия по охране *D. cneorum* на территории Украины к настоящему времени не проведены в связи со слабой изученностью современного распространения вида и состояния популяций в его местонахождениях. Чтобы восполнить этот пробел и усовершенствовать природоохранную сеть республики, нами проведено изучение *D. cneorum* во всех частях ареала на Украине.

Еще Ю. Д. Клеопов (1928), обобщив сведения о распространении *D. cneorum* на Украине, выделил приднепровский и волыно-польский фрагменты дизъюнктивного ареала вида. Существуют различные гипотезы, объясняющие причины дизъюнкций вида на Украине и в Европе в целом. W. Gajewski (1937) полагал, что дизъюнкции произошли под влиянием языков Днепровского оледенения. Эта гипотеза неадекватно отражает суть явления, поскольку в настоящее время вид широко распространен и в областях, занятых в прошлом Днепровским оледенением, однако дизъюнкции все-таки существуют. Не объясняет сущности явления и точка зрения Г. Э. Гроссета (1964), согласно которой в среднем голоцене под влиянием расширения территорий, занятых дубовыми лесами и степями, значительно сократились площади сосновых лесов, с которыми *D. cneorum* связан ценотически. Между фрагментами ареала на Украине размещены значительные массивы светлых сосновых лесов (Мякушко, 1978), но *D. cneorum* в них отсутствует. Н. Ф. Комаров (1951) полагал, что дизъюнкции ареала, в прошлом единого, произошли под воздействием антропогенных факторов. Деятельность человека привела, конечно, к регрессивным изменениям в хорологии вида (что будет показано ниже), но, по нашему убеждению, дизъюнкции в ареале *D. cneorum* существовали задолго до интенсивного воздействия человека на природу.

Исходя из кальцефильной природы *D. cneorum* мы установили его приуроченность на Украине к Волыно-Подольской и Донецко-Днепровской областям приповерхностного залегания карбонатных отложений, между которыми залегают породы Украинского кристаллического щита. Эти породы являются субстратом, не соответствующим кальцефильной природе вида, и служат экологическим барьером для его распространения. Существование дизъюнкции между приднепровским и среднерусским фрагментами ареала объясняется ее расположением в центральной части Донецко-Днепровской впадины, карбонатные отложения которой здесь перекрыты мощной толщей песчаных и глинистых пород (Бондарчук, 1959).

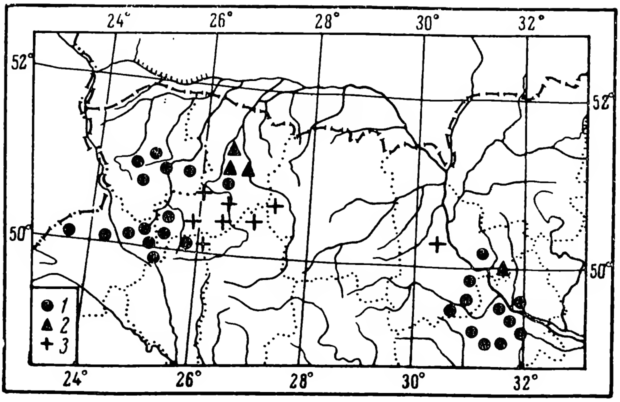
Фрагменты ареала вида на Украине образовались неодновременно. На территории Волыно-Подолии, которая не была занята оледенениями, вид сохранился как реликт неогеновых светлых субсредиземноморских лесов (Szafer, 1930, 1977). После Днепровского оледенения вид из Волыно-Подолии проник в Приднепровье и Полесье, поскольку флора этих регионов формировалась из элементов Подольской лесостепи (Пачоский, 1910).

Украинские фрагменты ареала *D. cneorum* различаются между собой также эколого-ценотическими условиями местообитаний. В Волыно-Подольской лесостепи вид входит в состав светлых сосновых лесов и петрофитных луговых степей. В прилежащих районах западного Полесья он встречается лишь в светлых сосновых лесах. В Приднепровье *D. cneorum* произрастает в дубово-сосновых лесах на боровых террасах Днепра. В отличие от местообитаний волыно-подольско-польского фрагмента ареала вид растет не на почвах, образованных непосредственно на карбонатных отложениях, а на песках, перекрывающих эти отложения толщей в 6—7 м. Долгое время наличие таких местообитаний не поддавалось объяснению. Лишь недавно чехословацкие ученые (Šomšák, 1981) установили, что на песчаных местообитаниях вид усваивает кальций из разложившейся хвои сосен.

Рассмотрим детальнее распространение и современное состояние (см. рисунок) вида в обоих островных фрагментах ареала на Украине. По М. И. Котову (1955), приднепровский фрагмент ареала очерчен на западе линией, соединяющей города Белая Церковь—Корсунь-Шевченковский—Смела—Черкассы, далее на юге — нижним течением рек Рось и Тясмин и на востоке — Днепром. За пределами Днепра в Левобережном Приднепровье по литературным данным (Клеопов, Дубовик, 1926; Клеопов, 1934) известны лишь два местонахождения из окрестностей с. Кийлов Бориспольского р-на Киевской обл. и с. Липлява Золотоношского р-на Черкасской обл. Восточнее указанных местонахождений мы выявили новое — между селами Сошнишков и Старое Бориспольского р-на Киевской обл.

В настоящее время приднепровский фрагмент ареала охватывает лишь лесостепные районы Приднепровья. Единственное в этом фрагменте ареала полесское местонахождение в Волчьей Долине между селами Вета и Козин вблизи Киева не сохранилось. Данные литературных источников разных лет позволяют проследить динамику его регрессивных изменений. Во второй половине прошлого века, по свидетельству Б. Монтрезора (1881), *D. cneorum* был широко распространен здесь в сосновых лесах. С 1910 г. начались вырубки леса, и в результате сохранились лишь единичные экземпляры вида (Стоянів, 1924), а в настоящее время он полностью уничтожен (Котов, 1979).

Вырубки значительных площадей дубово-сосновых лесов левой боровой террасы Днепра, которые в недалеком прошлом узкой прерывистой полосой



Распространение *Daphne cneorum* на Украине.

Местонахождения: *1* — по литературным и гербарным данным, *2* — выявленные автором, *3* — не подтвержденные последними данными.

тянулись от с. Вороньки Бориспольского р-на Киевской обл. до с. Липлява Каневского р-на Черкасской обл. (Клеопов, 1934; Барбарич, Гринь, 1972), привели к деградации местообитаний *D. cneorum* в Левобережной лесостепи. В искусственных насаждениях вид не приживается, поэтому сохранились лишь небольшие по площади местонахождения в автохтонных лесах. Одно из них выявлено автором в 120-летнем лесу ассоциации Querceto—Pinetum convallarioso—daphnosum на площади 6 га в окрестностях сел Сошнишков и Старое в Киевской обл. Проективное покрытие *D. cneorum* составляет 30 %.

На боровой террасе правобережья Днепра дубово-сосновые леса менее нарушены, поэтому и *D. cneorum* пребывает здесь в лучшем состоянии. В Правобережном Приднепровье вид встречается в сообществах ассоциации Querceto—Pinetum daphnosum в Русско-Полянском, Доживском, Дубиевском, Белозорском, Тясминском, Свидовском лесничествах Смелянского лесхоззага, в Кумейском лесничестве Корсунь-Шевченковского лесхоззага и в Михайловском лесничестве Каневской гидролесомелиоративной станции Черкасской обл., где занимает значительные площади и имеет проективное покрытие 10, местами — 20—30 % (Антонюк, 1977, 1982; Любченко и др., 1980).

Для западных областей УССР Котов (1955) приводил всего 11 местонахождений *D. cneorum* без учета местонахождений, описанных из окрестностей г. Цумань (Vandas, 1886) и из окрестностей сел Оржев, Рубче, Шубков, Любомирск вблизи Ровно (Panek, 1939). В последние годы выявлен ряд новых местонахождений *D. cneorum* на западе Украины: возле с. Суск Костопольского р-на Ровенской обл. (Дідух, 1974); возле с. Михайловка Червоноармейского лесничества Ровенской обл. и с. Череваха Маневического р-на Волынской обл. (Андрiенко, Прядко, 1977), в окр. с. Словатичи (24 кв. Рожищенского лесничества) в Киверцовском р-не Волынской обл. (Терлецький, 1984). Мы установили, что вид произрастает в сосновых лесах Мащанского, Костопольского, Моквинского лесничеств Костопольского лесхоззага и Малинского лесничества Березновского лесхоззага Ровенской обл.

На основании литературных и гербарных материалов и собственных наблюдений в природе установлено, что всего известны 25 местонахождений *D. cneorum* на западе Украины в пределах Подольской и Волынской возвышенностей, Малого и Волынского Полесья. Полученные данные позволяют провести примерную границу волыно-подольско-польского фрагмента ареала вида. На севере линия островного распространения *D. cneorum* в рассматриваемом фрагменте ареала проходит от с. Верхи Камень-Каширского р-на Волынской обл. до с. Череваха того же района, южнее п. г. т. Малынск Сарненского р-на Ровенской обл. и опускается до г. Городница Житомирской обл., далее до г. Славута Хмельницкой обл. и до г. Кременец Тернопольской обл., откуда поворачивает на юго-запад; южная граница проходит от Кременца до г. Золочев и до с. Завадов Золочевского р-на Львовской обл. Западная граница волыно-подольско-польского фрагмента ареала проходит в ПНР, где отмечены лишь 15 местонахождений вида в лугово-степных сообществах и в сосновых лесах ассоциаций Pinetum sylvestris vacciniosum myrtillis и Pinetum sylvestris graminosum et herbiatum на Люблинской и Малопольской возвышенностях (Browicz, Gostyńska-Jakuszewska, 1967; Browicz, 1968; Fijałkowski, 1972; Szafer, 1977; Świeboda, Kalemba, 1982).

Так как в окрестностях городов Городница, Кременец и Славута вид нами не найден и никем из ботаников после V. Besser (1822), E. Eichvald (1830), А. С. Роговича (1869) и И. Ф. Шмальгаузена (1896) не подтверждалось нахождение здесь *D. cneorum*, то приходится констатировать, что восточная граница распространения вида сместилась на запад к линии между городами Костополь и Дубно. Не сохранились к настоящему времени местонахождения в окрестностях г. Ровно.

Долгое время никем из ботаников не подтверждалось нахождение описанного И. К. Пачоским (1897, 1910) местонахождения из окрестностей с. Пырятын на Волынской возвышенности (Дубновский р-н Ровенской обл.). В результате детальных обследований окрестностей с. Пырятын мы установили произрастание вида на останцовых горах Лысая и Квитучая, но не в сосновом бору, как указывал Пачоский, а в луговых степях формации Cariceta humile. Еще в 20-е годы нынешнего века в исследуемом районе леса были вырублены, в результате чего произошло остепнение склонов останцовых гор, на которых они произрастали. Задернение степных участков препятствует нормальному развитию *D. cneorum*, о чем свидетельствует его жизненное состояние: ценопопуляции представлены небольшим количеством сенильных особей (на горе Квитучей их всего 14), приуроченных к незадерненным обнажениям мела, проективное покрытие — менее 1 %. Аналогичны условия произрастания вида в западной Подолии, где он сохранился на останцовых горах Лысая, Белая и Макитра (Жижин, Стойко, 1980).

В несколько лучшем состоянии пребывает вид в лесных местообитаниях запада Украины. Значительные площади занимает он в сосновых лесах ассоциации Pinetum vaccinioso—hylocomiosum в Смыгском лесничестве Дубновского лесхоззага Ровенской обл. и в Маневичском лесничестве Маневичского лесхоззага Волынской обл. Проективное покрытие вида — 5—10 %. В сосновых лесах Костопольского и Березновского лесхоззагов Ровенской обл. вид встречается изредка, образуя удаленные друг от друга куртинки. Такой характер распределения связан с деградацией популяций в этих местонахождениях в результате массового уничтожения особей при сборе букетов (вместе со стеблями легко выдергиваются корни) и замещения автохтонных лесов культурами. В 60-е годы вид в указанных местонахождениях был еще довольно обычным.

Регрессивные изменения хорологии вида, как уже указывалось, происходят на всем ареале. Так, во Франции за последние 30 лет *D. cneorum* полностью исчез из провинции Бургундия (Aymonin, 1981). Еще в 1969 г. оставалось всего несколько экземпляров вида в горах Юра (Lieutaghi, 1972). В конце 70-х годов были уничтожены многочисленные популяции *D. cneorum* в Загорской низменности в Словакии (Šomšák, 1981) и у г. Розвадов в Польше (Świeboda, Kalemba, 1982). Такие примеры, к сожалению, можно продолжить.

Только заботливая охрана каждого местонахождения может сохранить вид от вымирания. Об эффективности охраны *D. cneorum* путем заповедания свидетельствует опыт Центрально-Черноземного заповедника (Васильченко, 1981а, б). Проективное покрытие вида в сообществах заповедника, в которых он встречен, составляет 15—25 %, а в сообществах прилежащих территорий в условиях пастбищного режима — только 0.5—2.5. Заповедный режим оказывает благоприятное влияние на большой жизненный цикл, структуру и динамику популяций вида.

На Украине на правах ботанических резерватов охраняются три местонахождения в Подолии (Жижин, Стойко, 1980) и одно на площади 102 га в Русско-Полянском лесничестве вблизи г. Черкассы (Антонюк, 1982). С целью сохранения генофонда вида на Украине необходимо расширить сеть заповедных объектов в Приднепровье (с обязательным включением левобережных местонахождений), организовать заказники в Волынской лесостепи и западном Полесье.

Материалы исследований и конкретные предложения по сохранению *D. cneorum* переданы в Госкомитет Совета Министров УССР по охране природы.

ЛИТЕРАТУРА

Андрієнко Т. Л., *Прядко О. І.* Нові місцезнаходження рідкісних видів на Українському Поліссі. — Укр. бот. журн., 1977, т. 34, № 4, с. 403—407. — *Антонюк Н. Є.* Ліси рівнинної частини України. — В кн.: Декоративні рослини природної флори України. Київ: Наук. думка, 1977, с. 16—87. — *Антонюк Н. Є.* Ліси рівнинної частини України (Полісся, Лісостеп). — В кн.: Рідкісні рослини флори України в культурі. Київ: Наук. думка, 1982, с. 6—51. — *Барбарич А. І.*, *Гринь Ф. О.* Рослинність. — В кн.: Природа Київської області. Київ: Вид-во Київ. ун-ту, 1972, с. 126—162. — *Бондарчук В. Г.* Геологія України. Київ: Наук. думка, 1959. 832 с. — *Васильченко Т. И.* Большой жизненный цикл *Daphne cneorum* (*Thymelaeaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов. — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 9, с. 1266—1275. — *Васильченко Т. И.* Ценопопуляции *Daphne cneorum* (*Thymelaeaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов. — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 11, с. 1561—1569. — *Гроссет Г. Э.* Материалы по истории флоры и растительности. I. Систематическое положение, экология и генезис ареала *Daphne julia* K.-Pol. (=*D. cneorum*). — Бюл. МОИП, сер. биол., 1964, т. 69, № 5, с. 86—102. — *Дідух Я. П.* Сосновий ліс з участю вовчих ягід пахучих (*Daphne cneorum* L.) на півдні Волинського Полісся. — Укр. бот. журн., 1974, т. 26, № 2, с. 242—245. — *Жижин М. П.*, *Стойко С. М.* Ботанічні резервати і пам'ятки природи Львівської області. — В кн.: Охорона природи Українських Карпат і прилеглих територій. Київ: Наук. думка, 1980, с. 194—219. — *Клеопов Ю. Д.* Про видову самостійність *Daphne julia* K.-Pol. — Вісн. Київ. бот. саду, 1928, вип. 7, с. 74—77. — *Клеопов Ю. Д.* Геоботанічний ескіз лівобережжя Середньої Наддніпрянщини. — Журн. Ін-ту бот. УАН, 1934, т. 10, № 2, с. 26—73. — *Клеопов Ю. Д.*, *Дубовик М. В.* Ботанічна екскурсія до кол. Переяславського повіту Полтавщини. — Укр. бот. журн., 1926, № 8, с. 44—45. — *Козловская Н. В.* Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск: Наука и техника, 1978. 127 с. — *Козо-Полянский Б. М.* *Daphne julia* sp. n. — Бот. материалы Гербария Гл. бот. сада РСФСР, 1921, т. 2, вып. 36, с. 141—144. — *Комаров Н. Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 328 с. — *Котов М. І.* Тимелійові. — В кн.: Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1955, т. 7, с. 382—388. — *Котов М. И.* Изменения во флоре г. Киева и его окрестностей за последние 200 лет. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 53—57. — *Красная* книга редких видов животных и растений Белорусской ССР. Минск: Изд-во Белорус. СЭ, 1981. 288 с. — *Красная* Книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Лавренко Е. М.* Петрофитная растительность в лесостепи и степи (вне горных систем). — В кн.: Растительность европейской части СССР. М.: Наука, 1980, с. 281—284. — *Любченко В. М.*, *Погребенник В. П.*, *Яценко Н. П.* Охрана генофонда флоры и растительности в зоне Каневского заповедника. — В кн.: Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1980, вып. 7, с. 9—18. — *Мякушко В. К.* Сосновые леса равнинной части УССР. Киев: Наук. думка, 1978. 255 с. — *Монтрезор Б.* Обозрение красивейших растений губерний Киевского учебного округа: Киевской, Волынской, Черниговской и Полтавской. Киев, 1881. 47 с. — *Никончук В. Н.*, *Шкред В. И.* О новом местонахождении волчника борового *Daphne cneorum* L. (*D. julia* K.-Pol.). — Биол. науки, 1984, № 9 (249), с. 74—76. — *Пачоский И. К.* Флора Полесья и прилежащих местностей. — Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1897, вып. 27. 103 с. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон, 1910. 430 с. — *Победимова Е. Г.* Волчниковые. — В кн.: Флора СССР. Т. 15. Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 481—515. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Изд. 2-е / Под. ред. А. Л. Тахтаджяна. — Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Рогович А. С.* Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев, 1869. 147 с. — *Рубан Н. Н.* Новое местонахождение *Daphne cneorum* L. в Белорусском Полесье. — В кн.: Ботаника (исследование). Вып. 21. Минск: Наука и техника, 1979, с. 193—195. — *Стоянів Ю.* *Daphne cneorum* під Київом. — Укр. бот. журн., 1924, т. 2, с. 65—66. — *Терлецький В. К.* Нові місцезнаходження рідкісних видів на Західному Поліссі. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 5, с. 92—94. — *Червена* книга НР България. Исчезнали, застрашени от изчезване и редки растения и животни. Т. 1. Растения. — София: Изд-во Българската АН, 1984. 447 с. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наук. думка, 1980. 498 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Жижин М. П.*, *Куковица Г. С.* Степова рослинність Львівської області. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 5, с. 630—638. — *Шмальгаузен И. Ф.* Флора юго-западной России. Киев, 1896. 783 с. — *Aymonin G. L.* Sur quelques espèces remarquables des complexes boisés de Bourgogne et leur situation de régression en Europe. — Bul. Soc. Bot. France, t. 128. Actualités botaniques, 1981, N 3/4, p. 95—100. — *Besser V. S.* Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kiiovienski, Bessarabia, cis-Tyraica et circa Odessam collectorum, simul cum observationibus inprimitias florae Galiciae Austriacae. Vilnae, 1822. 111 p. — *Browicz K.* Wawrzynek główkowy w Polsce. — Ochrona przyrody, 1968, t. 33, s. 51—68. — *Browicz K.*, *Gostyńska-Jakuszewska M.* Atlas rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce. Poznań: PAN, 1967, z. 6. 27 s. — *Csapody Is.* Védett növényeink. Budapest: Gondolat, 1982. 349 S. — *Eichvald E.* Naturhistorische Shizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostichmineralogischer, botanischer und zoologicher Hinchict. Vilnae, 1830. 256 p. — *Fijałkowski D.* Stosunki geobotaniczne Lubelszczyzny. Wroclaw etc.: PAN, 1972. 285 S. — *Gajewski W. E.* Elementy flory polskiego Podola. Materialy do flory Polskiej. Warszawa, 1937. 210 S. — *Kwiatkowska A.* Ochrona gatunkowa róslin. — Ochrona przyrody i jej zasobów. Problemy i metody. Kraków: PWN, 1965, S. 138—183. — *Lieutaghi P.* L'environement végétal. Flore, végétation et civilisation. Suisse: Delachaux et niestlé neuchatel, 1972. 320 p. — *Motyka J.* Rozmieszczenie i ekologia róslin naczyniowych na północnej krawędzi zachodniego Podola. Lublin, 1947. 400 S. — *Panek J.* Róslinnosc stepowa i naskalna lessowego Wolynia. Przyczynek do flory Wolynia. — Rocznik Wolynski, 1939, t. 7, S. 26—66. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora für die gebiete der DDR und der BRD. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1976. 612 S. — *Šomšák L.* Chránené rastliny Slovenska. Bratislava: Vydavatel'stwo ČSTK—Pressfoto, 1981. — *Świeboda M.*, *Kalemba A.* Chronione w Polsce gatunki róslin najbardziej zagrozone zniszeniem. — Studia osrodka dokumentacji fizjograficznej, 1982, N 10, S. 11—44. — *Szafer Wł.* Element górski we florze nizu Polskiego. — Rozprawy wydzialu matem. przyrod. Polskiej Acad. Umiej, 1930, t. 69. Kraków, 1930. 112 S. — *Szafer Wł.* Szata róslinna Polski nizowej. — In: Szata róslinna Polski. Wyd. 3. Warszawa: PWN, 1977, t. 2, S. 17—188. — *Vandas K.* Ein Beitrag zur Kenntniss der Flora Wolhyniens. — Oester. Bot. Zeit., 1886, t. 36, N 5—6, S. 155—157. — *Wirth H.* Europa pro Natura. Leipzig, 1979. 332 S.

Центральный республиканский
ботанический сад АН УССР,
Киев.

Получено 19 X 1984.

УДК 582.669.2(57)

Бот. журн., т. 71, № 1

Н. Н. Антонова, В. В. Петровский

STELLARIA LONGIPES (*CARYOPHYLLACEAE*) И ЕЕ СОРОДИЧИ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

N. N. ANTONOVA, V. V. PETROVSKY. *STELLARIA LONGIPES* (*CARYOPHYLLACEAE*) AND ITS ALLIES IN THE NORTH-EAST OF ASIA

Рассматривается и обсуждается морфологическая изменчивость *Stellaria longipes* и 8 родственных видов, встречающихся на северо-востоке Азии. Проводится сопоставление макроморфологических признаков у растений, имеющих разное число хромосом. Дается оценка диагностической значимости отдельных морфологических признаков при идентификации близких форм.

Несколько видов звездчатки, родственных *Stellaria longipes* Goldie, образуют сложный таксономический комплекс, в пределах которого растения, совмещающие в себе признаки двух или нескольких родственных видов, встречаются почти так же часто, как и типичные формы. Естественно, что при идентификации растений, относящихся к этому комплексу, неизменно возникают трудности. Неоднократно предпринимались попытки ревизовать эту трудную таксономическую группу, в результате чего появилась серия интересных работ (Hultén, 1943; Böcher, 1951; Porsild, 1963; Philipp, 1972). В работах E. Hultén (1943) и A. Porsild (1963) учтены и обсуждаются материалы из северных и восточных районов СССР, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). За два последних десятилетия фонды Гербария БИНа пополнились обширными коллекциями *Stellaria* L. с северо-востока СССР. Это позволило нам провести изучение материалов по *S. longipes* и родственным видам с использованием методики, предложенной M. Philipp (1972).

Целью настоящей работы было исследовать морфологические вариации и сравнить их с результатами кариологического изучения растений комплекса *S. longipes* s. l., а затем провести анализ и сравнение кариотаксономических ситуаций на северо-востоке Азии и на северо-западе Гренландии на основе исследованных нами материалов и данных, опубликованных Philipp (1972). П. Г. Жукова любезно предоставила нам данные о числах хромосом у 70 образцов *Stellaria*, хранящихся в фондах Гербария БИНа (LE). Эта серия образцов послужила основой для сравнительного исследования. Одновременно были привлечены гербарные материалы из Якутии, Чукотки и других районов северо-востока СССР (около 500 образцов).

Таксономическая принадлежность образцов *Stellaria*, у которых было определено число хромосом (все они приводятся в таблице), устанавливалась в большинстве случаев с использованием ключей, предложенных Hultén (1943) и Porsild (1963). Для идентификации таких видов, как *S. dahurica*, *S. fischeriana* и *S. peduncularis*, использовались ключи, помещенные в отечественных изданиях (Шишкин, 1936; Маценко, 1971). Среди исследованных образцов оказались растения 9 видов: *S. arenicola*, *S. crassipes*, *S. ciliatosepala*, *S. dahurica*, *S. edwardsii*, *S. fischeriana*, *S. longipes* s. str., *S. monantha* и *S. peduncularis*.

Традиционно основными ключевыми признаками, используемыми при определении растений из комплекса *S. longipes*, являются характер опушения чашелистиков, наличие или отсутствие брактей на цветоносах, наличие укороченных побегов в пазухах верхних стеблевых листьев. Однако сами авторы ключей для определения видов рода *Stellaria* неоднократно указывали на нестабильность всех этих признаков даже в пределах небольших локальных популяций (Hultén, 1943; Böcher, 1951; Porsild, 1963).

При идентификации образцов *Stellaria* мы аналогично Philipp использовали более широкий набор морфологических признаков, лишь немного изменив схему, предложенную этим автором (Philipp, 1972). Таблица с морфологическими характеристиками исследованных нами образцов *Stellaria* вполне сравнима с таблицей, приведенной в работе Philipp (1972). Дополнительно были включены признаки окраски растений: зеленая—сизая (последняя включает голубовато-сизую и зеленовато-сизую) и опушение стеблей и верхней стороны листа: опушенный (+)—голый (—). Эти признаки у некоторых из 9 изучавшихся видов оказались довольно стабильными (см. таблицу). В столбце «форма листа» растения, имеющие одновременно яйцевидно-ланцетные и ланцетные листья, помещены в группу с яйцевидно-ланцетными листьями (·). В категорию растений с ланцетными листьями отнесены растения с линейно-ланцетными листьями (+). В столбце «наличие брактей» дифференцированы растения с пленчатыми брактеями (+) и растения без брактей (—). В столбце, фиксирующем количество цветков на генеративных побегах (в соцветиях), цифры в скобках обозначают редкие отклонения от нормы, а цифры, напечатанные через тире (1—2, 1—3 и т. д.), указывают на определенную нестабильность числа цветков. В столбце «опушение чашелистиков» знаком + отмечаются лишь растения, у которых по крайней мере часть цветков имеет по краям чашелистиков реснички (sepala ciliata). В столбце «развитость тычинок» знаком + отмечаются растения, у которых хотя бы часть цветков имела тычинки с нормально развитыми пыльцевыми мешками. В столбце «окраска коробочки» приводится цветовая характеристика плода независимо от степени его зрелости. Звездочкой помечены заведомо незрелые плоды. В столбце «число хромосом 2n» приводятся данные, полученные для изучавшихся образцов. Часть этих данных была опубликована ранее (Жукова, 1967, 1968, 1969, 1980; Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977, 1980; Жукова и др., 1973; Петровский, Жукова, 1981), часть представляет не публиковавшиеся материалы. Авторы выражают глубокую признательность П. Г. Жуковой за предоставление этих ценных сведений.

Среди 70 исследованных образцов по крайней мере 10 по своим морфологическим признакам не могут быть безоговорочно отнесены ни к одному из рассматриваемых нами видов. В таблице эти образцы обозначены как гибриды. Указания на предполагаемые родительские пары сделаны исключительно на основании морфологических признаков каждого такого образца. Так, например, три образца определены как гибриды *S. edwardsii* × *S. fischeriana* по признаку опушения верхней стороны листьев волосками, характерными для *S. fischeriana*. Во всем остальном эти три растения представляют собой довольно типичную форму *S. edwardsii*.

Следует подчеркнуть, что обозначение растений с промежуточными признаками с помощью формулы, используемой для гибридов, принято нами только ради удобства. Совершенно очевидно, что гибридное происхождение ни одного из этих растений не может быть доказано на основе имеющихся в нашем распоряжении данных. С неменьшим основанием растения, совмещающие одновременно признаки двух видов, могут рассматриваться как автономные формы, таксономический ранг которых эквивалентен рангу любых других видовых таксонов, объединенных в комплексе *S. longipes* s. l. Не исключено, что какие-то из этих форм уже были описаны в качестве самостоятельных видов, а впоследствии отождествлены с другими видовыми таксонами.

Ниже мы попытаемся рассмотреть морфологические особенности 9 видов, относящихся к комплексу *S. longipes*, на основе изученных нами гербарных материалов.

1. *S. fischeriana* Ser. По сравнению с другими видами комплекса *S. fischeriana* наименее полиморфен. Зеленовато-сизая окраска растений, ланцетовидная форма листьев, отсутствие пленчатых брактей являются наиболее стабильными признаками вида. Как правило, генеративный побег несет лишь один цветок — двухцветковые соцветия отмечаются сравнительно редко. Характерными признаками вида можно считать сравнительно крупные лепестки и плоды, сразу привлекающие внимание коллекторов. Главным ключевым признаком *S. fischeriana* принято считать наличие опушения из загнутых светлых волосков на верхней стороне листьев. Однако такое опушение часто почти незаметно на экземплярах, собранных в конце вегетации, и, кроме того, иногда встречается форма, вообще лишенная опушения, что отмечал еще E. Fenzl (1842). Кроме того, сходное опушение изредка отмечается на листьях отдельных растений, относящихся к другим видам комплекса *S. longipes*. Наличие ресничек по краям чашелистиков — признак, которому придается столь важное значение в распознавании некоторых видов комплекса — в диагностике *S. fischeriana* не может быть использован, поскольку почти одинаково часто встречаются цветки как с реснитчатыми, так и с нереснитчатыми чашелистиками.[1] Сопоставление морфологических признаков у исследованных образцов еще раз показывает, как широко реализуются в природе различные комбинации признаков, что, естественно, приводит к необходимости искать серии наиболее стабильных комбинаций, характеризующих хорошо выраженные экологические или географические расы. Из 13 исследованных растений *S. fischeriana* 10 оказались диплоидными с $2n=26$, у двух образцов было найдено $2n=72$ и одно растение имеет $2n=78$. Среди диплоидных растений лишь одно (№ 77-125) не имеет характерного опушения на листьях. 72-хромосомные растения ни по одному из признаков не отличаются от диплоидных, а у гексаплоидного образца № 77-331 листья почти голые: отмечены лишь очень немногочисленные волоски на верхней стороне листьев.

2. *S. monantha* Hult. Характерными для вида являются зеленовато-сизая окраска растений, сравнительно узкие оттянуто-заостренные листья, отсутствие пленчатых брактей на цветоносах, одиночные мелкие цветки и мелкие темно-бурые плоды, а также отсутствие ресничек по краям чашелистиков. Наиболее соответствуют этому сочетанию признаков 6 растений, у которых было определено $2n=52$, одно растение с $2n=78$ и одно растение с $2n=104$. Еще у одного образца *S. monantha* с тем же набором признаков было найдено $2n > 30$. Среди тетраплоидных образцов у двух растений в 50 % случаев отмечались пленчатые брактеи на генеративных побегах, а у одного растения отмечены обильные реснички по краям чашелистиков. Примечательно, что все тетраплоидные образцы собраны в арктических и субарктических районах Чукотки, а 78- и 104-хромосомные растения найдены значительно южнее — в Нерском нагорье, причем оба растения — гексаплоидное и октоплоидное — собраны в непосредственной близости друг от друга на аллювии ручья. В то же время на северо-западе Гренландии у *S. monantha* отмечены только 78- и 104-хромосомные растения (Philipp, 1972).

3. *S. longipes* Goldie s. str. Основным отличием *S. longipes* s. str. от *S. monantha* считается наличие у первого вида немногоцветкового соцветия, пленча-

---

[1] Этот факт служит косвенным указанием на то, что у других видов комплекса признак наличия ресничек на краях чашелистиков тоже может быть нестабильным.

Морфологические характеристики видов растений комплекса *Stellaria longipes*

Номер образца	Окраска растения	Опушение стебля	Опушение верхней стороны листа	Форма листа	Наличие брактей	Число цветков на побеге	Опушение чашелистиков	Развитость тычинок	Длина лепестков, мм	Окраска коробочки	Длина коробочки, мм	Наличие семян	Число хромосом 2n	Вид	Район сбора образца
73-09	Сизая	—	+	+	—	1	+	+	5.8	Зеленовато-желтая	5.5	+	26	*S. fischeriana*	Западная Чукотка
73-87	То же	—	+	+	—	1 (2)	—	+	4.8	Соломенная	4	+	26	То же	То же
74-12Т	» »	—	+	+	—	1	—	+	6.5	Зеленовато-желтая	5	+	26	» »	» »
74-82Т	» »	—	+	+	—	1	—	+	5.3	То же	7	+	26	» »	» »
74-207Т	» »	+	+	+	—	1	+	+	4.5	» »	5	+	26	» »	» »
75-71	» »	—	+	+	—	1	—	+	7	Соломенная	5.5	+	26	» »	Сев.-вост. Якутия
75-269	» »	+	+	+	—	1 (2)	+	+	6.8	То же	4.8	+	26	» »	То же
76-30	» »	—	+	+	—	1	—	+	4.3	—	—	—	26	» »	Западная Чукотка
76-98	» »	—	+	+	—	1 (2)	—	+	5	Зеленая	3	+	26	» »	То же
77-125	» »	—	—	·	—	1	—	+	6	Соломенная	5	+	26	» »	Южная Чукотка
72-87	» »	—	—	+	—	1	—	+	—	Светло-коричневая	3	—	>30	» »	Западная Чукотка
65-410	» »	—	—	+	—	1 (2)	—	—	2.5	—	—	—	52	*S. monantha*	То же
73-57	» »	—	—	+	—	2	+	+	3.8	Светло-зеленая*	25	—	52	То же	» »
74-287Т	» »	—	—	+	—	1	—	+	2.8	Светло-коричневая	38	+	52	» »	» »
78-67	» »	—	—	+	+	1—3	—	+	3	То же	3	+	52	» »	» »
СГ-80-1010	» »	—	—	+	+	1 (2)	—	+	3.5	Темно-коричневая	4.8	+	52	» »	» »
СГ-80-2133	» »	—	—	+	—	1—3	—	—	2.4	То же	4.5	+	52	» »	» »
СГ-81-54	» »	—	—	+	—	1	—	—	4	» »	4	+	52	» »	Южная Чукотка
СГ-76-1688	» »	—	—	+	+	2 (3)	—	+	—	» »	4.8	+	52	*S. longipes*	Западная Чукотка
65-299	Зеленая	—	—	+	+	1	—	+	4.8	Светло-зеленая	3	+	72	*S. arenicola*	Центральная Чукотка
СГ-75-710	То же	—	—	+	+	1	—	+	5	Соломенная	5.3	+	72	То же	Западная Чукотка
СГ-64-340	» »	—	—	·	+	1	+	+	5.5	То же	4.5	+	72	*S. ciliatosepala*	То же
65-209	» »	+	—	·	+	1	+	—	—	—	—	—	72	То же	О. Врангеля
74-124Т	» »	+	—	+	+	1 (3)	+	+	6.3	—	—	—	72	» »	Западная Чукотка
СГ-77-64	» »	—	—	+	+	1 (3)	+	+	5.5	Светло-зеленая	5	+	72	» »	То же
77-249	» »	+	—	+	+	1—3 (7)	+	+	5.5	То же	4	+	72	» »	Южная Чукотка
78-113	» »	—	—	+	+	2—4 (1)	+	+	5.5	—	—	—	72	*S. ciliatosepala* × × *S. dahurica*	Сев.-вост. Якутия
72-84	Сизая	—	—	+	+	1—2 (5)	+	+	5.8	—	—	—	72	*S. fischeriana*	Западная Чукотка
65-329	То же	—	+	+	—	1	+	+	4.5	Золотистая	4	+	72	То же	Центральная Чукотка
67-139К	» »	—	+	+	+	2 (1)	—	+	7	То же	6	+	72	» »	То же
68-88К	Зеленая	+	—	·	+	1 (2)	+	+	5,3	Соломенная*	—	—	72	*S. peduncularis*	Западная Чукотка
74-168Т	Зеленая	+	—	+	+	1—3	+	+	5	» »	4.5	+	72	» »	Западная Чукотка
79-174	То же	+	—	+	—	1	+	+	3	—	—	—	72	То же	О. Врангеля
79-163	» »	+	—	+	—	1	+	+	3	Соломенная	3	+	72	*S. peduncularis* × × *S. edwardsii*	То жс

79-202	» »	+	—	·	+	1—2	+	+	3.8	То же	4	+	72	То же	» »
70-199	» »	+	+	+	+	1—3	+	+	5	—	—	—	78	S. *ciliatosepala*	» »
77-04	» »	+	+	+	+	1—3 (7)	+	+	6	—	—	—	73	То же	Западная Чукотка
СГ-77-65	Сизая	—	—	+	+	1—9	—	+	6	Соломенная	5	+	78	S. *dahurica*	То же
78-64	То же	—	—	+	+	3—9	—	+	7	Светло-зеленая	4	+	73	То же	» »
77-331	» »	+	+	+	—	1	+	+	6	Золотистая	2.5	+	73	S. *fischeriana*	Южная Чукотка
75-322	» »	—	—	+	—	1	—	+	—	Соломенная*	4	+	78	S. *monantha*	Сев.-вост. Якутия
70-209	Зеленая	+	—	+	—	1 (2)	+	+	5 (8)	—	—	—	78	S. *peduncularis*	О. Врангеля
71-50	То же	+	—	+	—	1	+	+	3	Светло-зеленая*	2.5	+	78	То же	То же
71-51	» »	+	+	+	+	1—3	+	+	8	—	—	—	≈80	S. *ciliatosepala*× × S. *edwardsii*	» »
71-373	» »	+	+	+	+	1 (2)	+	+	5.5	—	—	—	≈80	S. *edwardsii*× × S. *ciliatosepala*	» »
79-80	Сизая	+	—	+	+	1 (2)	—	+	6.8	—	—	—	≈80	То же	» »
71-352	То же	—	—	·	+	1—3	—	+	5	—	—	—	>80	S. *edwardsii*	» »
69-113	» »	+	+	·	—	1	+	+	5.5	—	—	—	84	S. *edwardsii*× × S. *fischeriana*	» »
65-208	» »	—	—	·	+	1	—	+	5	—	—	—	84	S. *crassipes*	» »
71-209	Зеленая	+	+	+	+	1—2	+	+	6	—	—	—	>90	S. *edwardsii*× × S. *ciliatosepala*	» »
70-115	Сизая	—	—	·	+	1—3	+	+	4	—	—	—	91	S. *ciliatosepala*× × S. *edwardsii*	» »
70-249	Зеленая	+	+	+	+	1	+	+	6.5	—	—	—	91	S. *ciliatosepala*	» »
70-36	Сизая	—	—	·	—	—	—	—	—	—	—	—	94	S. *crassipes*	» »
72-28	То же	—	—	·	—	—	—	—	—	—	—	—	≈100	То же	Восточная Чукотка
69-112	» »	—	—	+	+	1—2	+	+	5.5	—	—	—	≈100	S. *edwardsii*	О. Врангеля
71-53	» »	—	—	·	+	1	+	+	4	—	—	—	>100	То же	То же
74-284Т	Зеленая	+	+	+	+	1	+	+	8	—	—	—	>100	S. *ciliatosepala*	Западная Чукотка
70-126	Сизая	+	+	·	—	1—2	+	+	7	—	—	—	102	S. *edwardsii*× × S. *fischeriana*	О. Врангеля
70-125	То же	+	—	·	+	1—2	+	+	5	Золотистая	2	—	103	S. *edwardsii*	То же
70-129	» »	—	—	·	—	1—2	+	+	4	То же	1.5	+	103	То же	» »
72-153	» »	—	—	·	+	1	—	—	4	—	—	—	≈104	S. *crassipes*	Восточная Чукотка
71-210	Зеленая	+	+	+	+	1—2 (3)	+	+	3.8	—	—	—	104	S. *ciliatosepala*	О. Врангеля
73-50Т	То же	—	—	+	+	1—9	+	+	6.5	—	—	—	104	То же	Сев.-вост. Якутия
70-102	Сизая	+	+	·	+	1	+	+	4.5	Золотистая	2	—	104	S. *edwardsii*× × S. *fischeriana*	О. Врангеля
70-133	То же	—	—	·	+	1	+	+	4.8	Соломенная	2	+	104	S. *edwardsii*	То же
79-148	» »	+	—	+	+	1—3	+	+	4	—	—	—	104	То же	» »
79-173	» »	—	—	·	+	1	+	+	6	Золотистая	3.8	+	104	» »	» »
75-318	» »	—	—	+	—	1	+	+	4	Зеленовато-желтая	2.8	—	104	S. *monantha*	Сев.-вост. Якутия
СГ-75-711	Зеленая	+	—	+	—	1—2	+	+	5	Темно-коричневая	4.8	+	104	S. *peduncularis*	То же
79-147	То же	+	+	+	+	1—2	+	+	4	Золотистая*	2.5	—	104	То же	О. Врангеля

тых брактей на генеративных побегах и более крупных по сравнению со вторым видом цветков и плодов. Именно поэтому образец № СГ-76-1688 с дихотомическими двухцветковыми соцветиями и пленчатыми брактеями отнесен нами к *S. longipes* s. str. Внешне этот образец весьма напоминает растение *S. longipes*, изображенное в работе Hultén (1943 : 254, fig. 1d), и в то же время наш образец мало отличается от азиатских растений, отнесенных нами к *S. monantha* — особенно от тех из них, у которых на части побегов отмечены пленчатые брактеи (см. таблицу). Формально эти последние растения можно было бы рассматривать как гибриды *S. longipes*×*S. monantha*, однако в районе сбора упомянутых образцов растения, строго отвечающие характеристикам *S. longipes*, вообще отсутствуют. Примечательно, что на северо-западе Гренландии также отмечены довольно многочисленные растения, совмещающие признаки этих двух видов, но в отличие от чукотских все они имеют числа хромосом от 2n=78 до 2n=104 (Philipp, 1972). Правда, такой авторитетный знаток этой группы видов, как Porsild (1963), считает, что *S. longipes* s. str. на западе Гренландии вообще не встречается.

Похоже, что ни наличие (отсутствие) пленчатых брактей, ни число цветков в соцветии не являются настолько стабильными, чтобы эти признаки могли использоваться как основные диагностические характеристики при различении *S. longipes* s. str. и *S. monantha*. Окраска растения до сих пор редко использовалась в качестве диагностического признака при дифференциации таксономических единиц внутри комплекса *S. longipes*, однако этот признак, вероятно, не следует игнорировать. К сожалению, как в первоописании, так и в последующих описаниях указания на цвет растений-аутентиков *S. longipes* s. str. отсутствуют. Тем не менее в зарубежных источниках у этого вида обычно отмечается зеленая окраска, тогда как у *S. monantha* всегда упоминается сизая (glaucous) или голубовато-зеленая (bluish green) (ср. Porsild, 1963; Böcher, 1968).

4. *S. arenicola* Raup. Этот вид до недавнего времени считался эндемичным для северо-запада Канады. Однако в Азии, в районе нижнего течения р. Колымы и почти на всей территории Анюйского нагорья, растения, по всем морфологическим характеристикам соответствующие *S. arenicola*, встречаются нередко. Пока у этого вида на Чукотке выявлено только одно число хромосом — 2n=72, и это число вполне соответствует заметному внешнему сходству двух исследованных образцов *S. arenicola* (№№ 65-299 и СГ-75-710) с большинством 72-хромосомных растений *S. ciliatosepala* и *S. peduncularis*. По существу *S. arenicola* от двух последних видов отличается лишь отсутствием ресничек по краям чашелистиков и отсутствием опушения на стеблях и листьях. Обращает на себя внимание тот факт, что в Северной Америке еще не отмечено ни одного растения из комплекса *S. longipes* s. l. с числом 2n=72, в то время как на северо-востоке Азии это число встречалось неоднократно по крайней мере у четырех таксонов этого комплекса.

5. *S. ciliatosepala* Trautv. Мы не отождествляем этот вид с *S. edwardsii* R. Br. Как известно, R. Brown (1823, 1824) описал две разновидности *S. edwardsii*, но лишь одна из них — *S. edwardsii* var. α — идентична описанному позднее Траутфеттером виду *S. ciliatosepala*. Разделяя точку зрения автора обработки рода *Stellaria* в «Арктической флоре СССР» (Маценко, 1971), мы рассматриваем вторую разновидность — var. β — в качестве видового таксона, который имеет все основания именоваться *S. edwardsii*, в то время как растения, соответствующие диагнозу *S. edwardsii* var. α, совершенно естественно относятся к *S. ciliatosepala*.

В изученном нами материале популяции *S. ciliatosepala* представлены довольно рослыми растениями зеленой окраски с ланцетными или узколанцетными листьями, довольно крупными цветками. Бо́льшая часть исследованных растений имеет 2n=72 и 2n=78.

Популяции *S. edwardsii* включают в основном более низкорослые, обычно образующие дернинки растения голубовато-сизой окраски с яйцевидно-ланцетными листьями, невысокими, в большинстве своем одноцветковыми, генеративными побегами и более мелкими цветками. Абсолютное большинство исследованных образцов имеет 2n > 100 и 2n=104.

В то же время целая серия образцов, у которых точный подсчет числа хромосом оказался невозможным, представляет собой растения, совмещающие в себе одновременно признаки как *S. ciliatosepala*, так и *S. edwardsii*. И морфологические особенности, и число подсчитанных хромосом позволяют предполагать гибридную природу у некоторых из этих растений. Одновременно обращает на себя внимание пара растений, у которых было найдено 2n=91. Соматическое число хромосом указывает на несомненное гибридное происхождение этих растений. Судя по голубовато-сизой окраске и яйцевидно-ланцетным листьям образца № 70-115, родительской парой этого гибрида могли быть 104-хромосомные растения *S. edwardsii* и 78-хромосомные растения *S. ciliatosepala*. Исходными формами для гибридного образца № 70-249 могли быть 78- и 104-хромосомные растения *S. ciliatosepala*. Гибридное происхождение можно предполагать и для 72-хромосомного образца № 72-84, совмещающего в себе признаки *S. ciliatosepala* и *S. dahurica* — сизая окраска и сильно отстоящие цветоносы у этого растения определяют его сходство с последним видом.

6. *S. peduncularis* Bunge. Этот вид нередко отождествляется с *S. longipes* s. str. Однако если признак «отсутствия—наличия» ресничек на чашелистиках считать диагностически значимым, мы должны признать оба эти вида автономными, поскольку в описании *S. peduncularis* имеется указание на реснитчатость чашелистиков (Bunge, 1830), тогда как для *S. longipes* s. str. большинство западных исследователей подчеркивают отсутствие ресничек на чашелистиках (Hultén, 1943, Böcher, 1951, Porsild, 1963). Следует, впрочем, указать на то, что среди аутентичных образцов *S. peduncularis*, собранных А. А. Бунге на Алтае в 1832 г., у части растений реснички на чашелистиках отсутствуют. Но этот факт еще не может служить основанием для отождествления этих растений с *S. longipes* s. str. Porsild (1963) совершенно справедливо указывал на заметные различия двух обсуждаемых видов. Аутентики *S. peduncularis* — растения с опушенными междоузлиями стеблей, сравнительно мелкими лепестками, ланцетными заостренными чашелистиками и зеленовато-желтыми (незрелыми) коробочками, что вполне соответствует характеристикам, помещенным в диагнозе: «. . .caule tetragono erecto rigido parse piloso, . . . sepala lanceolata ciliolata. . .» (Bunge, 1830 : 156). В диагнозе *S. longipes*, напротив, подчеркиваются полное отсутствие опушения, яйцевидная форма чашелистиков и отчетливая притупленность их (Porsild, 1963). У растений *S. peduncularis* на северо-востоке Азии выявлены три хромосомные расы, не различимые по макроморфологическим признакам. Из всей изученной серии образцов *S. peduncularis* лишь два — № 79-163 и № 79-202 — несколько отличаются от остальных сравнительно небольшими размерами, более короткими и широкими листьями и заметно укороченными генеративными побегами. Эти растения собраны на о. Врангеля, по своему облику они чрезвычайно близки к образцам *S. peduncularis*, неоднократно собиравшимся в низовьях р. Колымы. В то же время эти растения сильно напоминают типовые образцы *S. nitida* Hook., изображение которых приводит Porsild (1963 : 26, pl. V) и особенно образцы из типовой серии, собранные капитаном Sabine на о. Мелвилл, доктором Skoresby в Восточной Гренландии и капитаном Parry. Примечательно, что оба наши образца имеют 2n=72, т. е. число хромосом, ни разу еще не отмеченное в Америке у представителей комплекса *S. longipes* s. l. По формальным морфологическим признакам мы определяем оба эти растения как формы, совмещающие в себе признаки *S. peduncularis* и *S. edwardsii*, но, возможно, эти 72-хромосомные образцы представляют самостоятельную расу, аналогичную или тождественную американской *S. nitida*.

7. *S. dahurica* Willd. ex Schlecht. В ледебуровской «Flora rossica» под биномом *S. dahurica* Willd. Fenzl объединил по крайней мере 4 формы, большинство из которых уже ранее были описаны или выделены в качестве таксонов видового ранга. Степень морфологических различий у этих таксонов ничуть не меньше, чем у остальных видов, относящихся к комплексу *S. longipes* s. l. Например, *S. laxmannii* Fisch. ex Ser. и *S. dahurica* отличаются друг от друга наличием у первого вида опушения на спинке чашелистиков и отсутствием такового у второго. Большинство просмотренных нами образцов *S. dahurica* из районов северной Якутии и Чукотки имеют голубовато-сизую окраску и совершенно лишены

опушения, что соответствует расе, обозначенной Fenzl как *S. dahurica* β *glabrata lusus 2* (Fenzl, 1842), и почти полностью соответствуют *S. glauca* Turcz. (Turczaninow, in schedis). Как известно, этот турчаниновский бином является более поздним омонимом описанной ранее *S. glauca* With. Отмечены также образцы с неясно выраженной сизой окраской и незначительным опушением на стеблях, что соответствует *S. dahurica* β *glabrata lusus 1* (Fenzl, 1842). Учитывая заметный полиморфизм изученных нами популяций, мы считаем возможным отнести обсуждаемые растения именно к *S. dahurica*, несмотря на традиционно широкую трактовку этого таксона. Некоторая часть исследованных нами растений по форме листьев и чашелистиков напоминает недавно описанный с Тянь-Шаня *S. merzbacheri* Yu. Kozhevn. (Кожевников, 1983), но отождествлять с этим видом все встреченные нами субарктические формы *S. dahurica* нет достаточных оснований. Два образца, у которых было определено число хромосом, относятся к расе, соответствующей фенцелевской *S. dahurica* β *glabrata lusus 2*. Оба они оказались гексаплоидами с 2n=78, а по своим макроморфологическим признакам заметно отличаются от остальных 78-хромосомных растений, исследованных нами (см. таблицу).

8. *E. edwardsii* R. Br. Как показали кариологические исследования, наиболее часто у этого вида встречаются растения с 2n=104 или близким к этому числу хромосом. Мы уже обращали внимание на то, что у растений, имеющих одновременно признаки *S. edwardsii* и других видов комплекса, очень часто числа хромосом дают основание предполагать гибридную природу.

Выше мы уже обсуждали проблему идентификации *S. edwardsii* и *S. ciliatosepala*. В нашем случае мы относили к *S. edwardsii* только растения с голубовато-сизой окраской и яйцевидно-ланцетными листьями. Можно отметить, что на северо-востоке СССР *S. edwardsii* распространен главным образом на островах и по побережьям морей Полярного бассейна, тогда как *S. ciliatosepala* наиболее широко распространен в полосе южных тундр, в лесотундре и в высокогорьях лесной зоны. На островах и в полосе материковых арктических тундр *S. ciliatosepala* встречается крайне редко — лишь в наиболее благоприятных местообитаниях: на южных склонах сопок, в поймах речек и ручьев. Именно в этих условиях отмечено и большинство растений, совмещающих признаки *S. edwardsii* и *S. ciliatosepala*. Точно так же образцы с обликом *S. edwardsii* и с опушением листьев, характерным для *S. fischeriana*, встречены только в самых теплых пунктах о. Врангеля.

9. *S. crassipes* Hult. У исследованных нами растений данного вида подсчитано 2n=84, 2n=94, 2n=100 и 2n=104. Рассматривать эти растения как гибриды мы не имеем достаточных оснований. Как и у большинства других просмотренных нами образцов *S. crassipes*, плоды и распустившиеся цветки у них отсутствуют. Возможно, что растения с подсчитанным числом хромосом появились в результате вегетативной репродукции после спонтанного изменения числа хромосом у растений исходных популяций, по многим признакам очень сходных с *S. edwardsii*. Вообще автономность *S. crassipes* как вида, с нашей точки зрения, весьма проблематична, поскольку отсутствие ресничек на чашелистиках — признак, отличающий *S. crassipes* от *S. edwardsii* — нестабилен по крайней мере для последнего вида: у *S. edwardsii* цветки с чашелистиками без ресничек не так уж редки, и иногда такие цветки встречаются на тех же генеративных побегах, где имеются цветки с реснитчатыми чашелистиками. По-видимому, только специальное изучение достаточно представительных материалов по обоим обсуждаемым видам поможет более или менее четко определить таксономический статус *S. crassipes*.

Примечательно, что на северо-западе Гренландии растения *S. crassipes* с 2n=78 встречались почти так же часто, как и 104-хромосомные (Philipp, 1972), тогда как на северо-востоке Азии гексаплоидные образцы пока не обнаружены.

По разным обстоятельствам нам не удалось аналогичным образом исследовать растения из азиатских популяций *S. laeta* Richards., *S. laxmannii*, *S. stricta* Richards. и *S. subvestita* Greene. Возможно, два последних вида не будут обнаружены на азиатском материке, но формы, близкие к ним, отнюдь не составляют редкости в субарктических районах Восточной Сибири. Что касается обсуждавшихся нами выше девяти видов рода *Stellaria*, то результаты их изучения дают основание для некоторых предварительных заключений.

Прежде всего для нас очевидно, что во всем комплексе *S. longipes s. l.* пока не найдено ни одного стабильного морфологического признака, надежно отличающего какой-либо один вид от всех остальных. Числа хромосом также не могут быть отнесены к категории стабильных признаков, поскольку большинство видов комплекса включает по две и более хромосомных рас. При идентификации растений комплекса *S. longipes* на основе уже существующих ключей для определения значительное число образцов должно рассматриваться как промежуточные формы, совмещающие признаки двух видов. Вопрос о происхождении таких растений и форм требует специального изучения. В этой связи важное значение приобретает целенаправленное накопление данных о числах хромосом у возможно большего количества растений.

Сравнивая имеющиеся в настоящее время данные о числах хромосом у видов комплекса *S. longipes*, можно отметить полное отсутствие диплоидных и тетраплоидных рас на северо-западе Гренландии. Точно так же в Гренландии до сих пор неизвестны растения с 2n=72. Эти факты, разумеется, могут объясняться недостаточной изученностью гренландских популяций: так, еще совсем недавно 78-хромосомные растения *Stellaria* также не были известны в Гренландии.

Следует обратить внимание на то, что многие виды комплекса *S. longipes* имеют по нескольку хромосомных рас, произрастающих в непосредственной близости друг от друга. Этому явлению пока не найдено однозначного объяснения. Одной из причин подобного положения могут быть гибридизация растений с разными числами хромосом и последующее вегетативное размножение гибридных форм.

В настоящее время изученность видов, родственных *S. longipes* s. str., очень неодинакова и их всестороннее сравнение практически невозможно. Необходимость дальнейшего углубленного изучения комплекса *S. longipes* естественна и очевидна. Учитывая, что наибольшая концентрация видов этого комплекса наблюдается на северо-востоке Азии и на северо-западе Северной Америки, именно в этих районах может быть получена наиболее полная информация, необходимая для решения таксономической проблемы комплекса *S. longipes*.

В последующем мы предполагаем продолжить изучение с тем, чтобы уточнить экологические характеристики и характер распространения таксонов, опираясь на массовый материал, и уже на этой основе вновь попытаться уточнить таксономическую ситуацию.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, II. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 7, с. 983—987. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 365—368. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1985—1990. — *Жукова П. Г.* Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 51—59. — *Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 229—234. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—563. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 395—401. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 963—969. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, III. — Бот. журн., 1977, 62, № 8, с. 1215—1223. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Жукова П. Г., Петровский В. В. Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, I. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 6, с. 868—875. — *Кожевников Ю. П.* Род *Stellaria* L. (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 94—107. — *Маценко А. Е.* Род *Stellaria* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 6. Л.: Наука, 1971, с. 9—30. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Шишкин Б. К.* Род *Stellaria* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 6, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 389—423. — *Böcher T. W.* Studies on the distribution of the units within the collective species of *Stellaria longipes*. — Bot. Tidsskr., 1951, Bd 48, Hf 4, S. 401—420. — *Böcher T. W.* The flora of Greenland. Copenhagen, 1968. 312 p. — *Brown R.* Chloris melvilliana. A list of plants collected in Melville Island in the year 1820, by the officers on the voyage of discovery under the orders of Captain Parry. London, 1823, p. 1—40. — *Brown R.* A list of plants collected in Melville Island by the officers of the expedition with characters and descriptions of the new species. — In: Supplement to the appendix of Captain Parry's voyage for the discovery of worth-west passage in the years 1819—1820, containing an account of the subject of natural history. Appendix XI. Botany. London, 1824, p. 259—310. — *Bunge A. A.* Genus *Stellaria* L. — In: *Ledebour K. F.*, *Bunge A. A.*, *Meyer K. A.* Flora altaica. Vol. 2. Berolini, 1830, p. 152—161. — *Fenzl E.* Genus *Stellaria* L. — In: *Ledebour K. F.* Flora rossica. Vol. 1. Stuttgartiae, 1842, p. 375—395. — *Hultén E. Stellaria longipes* Goldie and its allies. — Bot. Not., 1943, N 64, p. 251—270. — *Philipp M.* The *Stellaria longipes* group in N. W. Greenland. Cytological and morphological investigations. — Bot. Tidsskr., 1972, Bd 67, Hf 1—2, S. 64—75. — *Porsild A. E. Stellaria longipes* Goldie and its allies in North America. — Nat. Mus. Canada Bull., 1963, N 186, p. 1—35.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1984.

УДК 576.7.582.26

Бот. журн., т. 71, № 1

Б. В. Громов, О. В. Гаврилова

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗООСПОР ОДНОКЛЕТОЧНОЙ ВОДОРОСЛИ *BRACTEACOCCUS MINOR* (*CHLOROPHUTA, CHLOROCOCCALES*)

B. V. GROMOV, O. V. GAVRILOVA. ULTRASTRUCTURE OF ZOOSPORES IN THE UNICELLULAR ALGA *BRACTEACOCCUS MINOR* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*)

Зооспоры *Bracteacoccus minor* дорсовентральны, лишены оболочки, на переднем конце несут два жгутика неравной длины. Они содержат обычные для эукариотической клетки органеллы. Жгутиковый аппарат имеет черты строения, характерные для зеленых водорослей, однако ему присущи особенности, отличающие его от жгутикового аппарата уже изученных в этом отношении форм. Это может свидетельствовать о существовании еще одной линии эволюции жгутикового аппарата одноклеточных зеленых водорослей.

Исследованный нами организм был описан R. Chodat (1913) как *Botrydiopsis minor*, т. е. отнесен к роду желтозеленых водорослей. Действительно, по некоторым фенотипическим признакам — форме клеток, желтоватому оттенку хлоропласта, наличию липидных глобул и тонкой оболочки у вегетативных клеток и размножению голыми зооспорами — эта водоросль напоминает представителей рода *Botrydiopsis* (Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962). Некоторые штаммы, редко образующие зооспоры, были ошибочно определены как *Chloridella neglecta*, тоже относящейся к желтозеленым водорослям (Гаврилова, 1984). Однако еще в 1931 г. J. Petrová установила, что в клетках этих водорослей накапливается крахмал, а у зооспор два жгутика хотя и различаются по длине, имеют строение, типичное для жгутиков зеленых водорослей. На этом основании Petrová отнесла эти водоросли к роду зеленых водорослей *Bracteacoccus* Tereg. Принадлежность *Bracteacoccus minor* к зеленым водорослям была подтверждена анализом пигментов ряда штаммов, среди пигментов обнаружен хлорофилл b и каротиноиды, характерные для зеленых водорослей (Friedmann, Ocampo-Paus, 1965; Гаврилова, 1984). Вместе с тем не отрицается своеобразие этих организмов, отличающее их от других зеленых водорослей (Friedmann, Ocampo-Paus, 1965). Положение рода *Bracteacoccus* в системе зеленых водорослей остается неясным. Систематика многих групп одноклеточных зеленых водорослей представляет большие сложности в связи с ограниченностью имеющихся у них морфологических признаков. В течение последних лет появились исследования, свидетельствующие о возможности использования особенностей ультраструктуры подвижных клеток, и в особенности жгутикового аппарата, для уточнения систематической принадлежности и филогенетического положения отдельных форм водорослей (Melkonian, 1980; Melkonian, Berns, 1983; Moestrup, 1982;

O'Kelly, Floyd, 1983, 1984). В этой связи представляло интерес исследование особенностей строения зооспор *Bracteacoccus*.

Исследованный нами штамм *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrová получен из коллекции культур водорослей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР под номером 777-1. Культура выделена из почвы рисового поля под Ташкентом, определение осуществлено О. Я. Чаплыгиной.

Для получения зооспор культуру выращивали на поверхности агаризованной среды № 1 (Громов, 1965) при температуре 25 °С на люминостате при освещенности около 1500 лк. Осуществляли 3—4 пересева 96-часовой культуры, после чего клетки переносили в жидкую среду № 1 и оставляли на ночь в темноте. К суспензии полученных таким образом зооспор добавляли равный объем 0.5%-ного глутарового альдегида в 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2). Через 30 мин зооспоры отделяли центрифугированием при 1000 g и дополнительно фиксировали в течение 16 ч при 4° 2.5%-ным раствором глутарового альдегида в 0.05 М фосфатном буфере и постфиксировали 1%-ным OsO_4 в том же буфере в течение ночи при 4°. Материал обезвоживали в серии спиртов и заливали в аралдит. Срезы готовили на ультратоме LKB-III и просматривали на микроскопе Hitachi-11E.

Характер зооспор исследованного штамма вполне соответствует описаниям, имеющимся в литературе (Petrová, 1931; Friedmann, Ocampo-Paus, 1965). Зооспоры каплевидной формы (см. таблицу на вклейке, *1*) около 7 мкм дл. и 3 мкм шир. У некоторых зооспор выявляется дорсовентральность (*2*). Зооспоры окружены плазмалеммой и лишены плотной оболочки. Два жгутика, один из которых несколько короче другого, во время движения зооспоры направлены вперед. Ядро находится в передней части клетки, оно овальной формы и имеет углубления на сторонах, обращенных к передней и задней частям клетки (*2*, *3*). Между базальными телами жгутиков и ядром расположен комплекс сократительной вакуоли (*2*, *3*, *6*). От ядерной оболочки к базальным телам жгутиков отходят цистерны цитоплазматического ретикулума (*2*, *3*). Непосредственно под ядром находится аппарат Гольджи, представленный единственной диктиосомой, проксимальные цистерны которой связаны с ядерной оболочкой (*2*, *3*). В передней части клетки расположены митохондрия (*2*) и микротело (*2*, справа от митохондрии). В цитоплазме находятся округлые липидные глобулы, часто ассоциированные с поверхностью хлоропласта (*2*, *3*), и вакуоли, содержащие плотные для электронов включения, вероятно, полифосфаты (*2*). Хлоропласт занимает заднюю часть клетки (*2*, *3*). Он лишен пиреноида, содержит обширные участки стромы, свободные от тилакоидов, и рассеянные по всему хлоропласту зерна крахмала (*2*, *3*). Стигма расположена на периферии хлоропласта в середине клетки или ближе к ее заднему концу и образована одним слоем плотных для электронов круглых глобул (*4*). Около стигмы между оболочкой хлоропласта и плазмалеммой проходят микротрубочки.

Базальные тела жгутиков расположены параллельно (*5*, *6*). Хотя жгутики имеют разную длину, обнаружить какие-либо различия в строении базальных тел или связанных с ними структур нам не удалось. Дистальное соединительное волокно базальных тел образовано тремя субъединицами, причем центральная субъединица находится несколько ниже периферических, но иногда видны только две субъединицы (*5—13*). Они соединены фибриллами (*5*) или тесно прилегают друг к другу (*6*, *7*). Взаимное расположение субъединиц дистального волокна на разных срезах варьирует. На поперечном срезе клетки выявляется исчерченность субъединиц дистального соединительного волокна (*8*). В нижней части центральной субъединицы дифференцирована плотная для электронов пластинка, края которой соединены тяжами с проксимальной частью базальных тел (*6*, *9*). На уровне дистального соединительного волокна в базальных телах вместо типичных триплетов микротрубочек выявляются дуплеты (*8*). Подобная редукция микротрубочек базального тела хотя и редко, но обнаруживается у водорослей (Moestrup, 1982). В проксимальной части базальные тела содержат триплеты микротрубочек (фотографии не приведены).

Несколько выше дистального соединительного волокна от микротрубочек базальных тел к поверхности клетки идут волокна, оканчивающиеся на плотных для электронов овальных «упорах». Они находятся непосредственно под плазмалеммой и располагаются кольцом вокруг каждого из оснований жгутиков, причем упор, лежащий между ними, оказывается общим (*9*, *15*, *22*). Волокна напоминают переходные фибриллы жгутикового аппарата хламидомонады, однако у последней упоры не выявлены (Cavalier-Smith, 1974).

Базальные тела в проксимальной части окружены плотным для электронов материалом (*6*) и соединены двумя проксимальными соединительными волокнами, у которых выявляется исчерченность (*10*, *15*).

Микротрубочковая корешковая система рода *Bracteacoccus* соответствует типичной для зеленых водорослей схеме: 2—4—2—4 (Stewart, Mattox, 1975; Melkonian, 1978, 1980, 1982a, b; Melkonian, Berns, 1983; Moestrup, 1982; O'Kelly, Floyd, 1983, 1984). Микротрубочковые корешки первого типа, образованные двумя микротрубочками (*7*, *12*), начинаются ниже дистального соединительного волокна. Они лежат под одинаковым углом к базальным телам и находятся более или менее в одной плоскости (*11*). Плотный для электронов фибриллярный материал соединяет основание корешка первого типа, микротрубочки базального тела и дистальное соединительное волокно (*7*, *11—13*).

Микротрубочковые корешки второго типа образованы тремя микротрубочками, расположенными в ряд, и четвертой микротрубочкой, лежащей под прямым углом к ним (*14*, *16*). Микротрубочковые корешки второго типа проходят ниже корешков первого типа и несколько смещены относительно друг друга (*14*). Они связаны с плотным для электронов материалом, окружающим проксимальные части базальных тел, и с проксимальными соединительными волокнами (*12*, *14*, *15*). Каждый корешок начинается около одного базального тела и проходит в непосредственной близости от другого, образуя острый угол с плоскостью базальных тел (*15*). От проксимального соединительного волокна со стороны, противоположной микротрубочковому корешку второго типа, отходит фибриллярный тяж, не связанный с микротрубочками корешков (*15*, *16*).

Два неравных по длине жгутика рода *Bracteacoccus* имеют одинаковое строение. Жгутик окружен мембраной, на поверхности которой находится тонкофибриллярный материал (*18*, *19*), сходный с покровом жгутиков хламидомонады (Cavalier-Smith, 1974). Дистальные части жгутиков утончаются за счет постепенной редукции периферических дублетов микротрубочек аксонемы. В окончании жгутика сохраняется только центральный дублет микротрубочек, внутри которого возникает плотная для электронов связка (*17*).

В переходной зоне жгутика находится Н-образная структура, лишенная четко выраженной диафрагмы (*6*). Центральный дублет микротрубочек аксонемы оканчивается заметно выше Н-образной структуры (*20*). На поперечном срезе переходной зоны жгутика выявляется звездчатая структура (*21*). На срезах проксимальной части базальных тел выявляется колесовидная структура (*6*, *23*).

Внутри базальных тел между Н-образной структурой переходной зоны и областью колесовидной структуры видно зернистое содержимое. По всей вероятности, это рибосомы, которые обнаруживаются внутри базальных тел многих зеленых водорослей (Moestrup, 1982).

К основаниям базальных тел подходят каналы цитоплазматического ретикулума (*2*, *3*, *10*, *13*, *14*), связанные с ядерной оболочкой (*2*, *3*).

Строение клетки зооспоры рода *Bracteacoccus* соответствует схеме, характерной для зеленых водорослей (Dodge, 1973). Жгутики, хотя и различаются по длине, имеют одинаковое строение, и зооспоры нельзя назвать в строгом смысле этого слова разножгутиковыми (Moestrup, 1982). У зеленых двужгутиковых флагеллят жгутики неравной длины встречаются редко, но все же ряд таких организмов известен среди одноклеточных вольвоксовых, как у форм, несущих чешуйки и относимых некоторыми авторами к *Prasinophyceae*, так и у форм, лишенных чешуек (Manton e. a., 1965; Manton, 1975; Топачевский, Масюк, 1984). Разная длина жгутиков является четким родовым признаком, однако, в какой мере этот признак может свидетельствовать о филогенетических связях организма, остается неясным.

Хлыстообразный жгутик типичен для зеленых водорослей. Постепенная редукция периферических дублетов и сохранение центральной пары в вершине аксонемы наблюдаются у многих зеленых водорослей, в том числе у *Chlamydo-*

monas (Melkonian, 1982b). Столь же типична для подобных форм Н-образная структура в переходной зоне жгутика, на поперечном срезе обнаруживающая звездчатое строение, и колесовидная структура в проксимальной части базальных тел.

В современной литературе сложилось представление об особом значении для развития систематики водорослей исследования характера расположения базальных тел и ассоциированных с ними структур (Moestrup, 1982; Melkonian, 1982a, b; O'Kelly, Floyd, 1983, 1984, и др.).

В 1975 г. на основании особенностей ультраструктуры клеток K. Stewart и K. Mattox (1975) предложили свой вариант классификации водорослей с подразделением зеленых водорослей, содержащих хлорофилл а и b, на два класса: *Charophyceae* и *Chlorophyceae*, причем существенным признаком последней группы водорослей является наличие в их подвижных клетках четырех крестообразно расположенных микротрубочковых корешков. Эти взгляды были в дальнейшем развиты. Не обсуждая здесь таксономическую значимость ультраструктурных признаков, мы используем введенную для их описания терминологию. Микротрубочковые корешки подразделяют на два типа: корешки первого типа образованы двумя микротрубочками, второго типа — тремя-восемью, но чаще всего — четырьмя микротрубочками. Корешки двух типов оказались характерными также для водорослей, выделенных названными авторами в класс *Ulvaphyceae* (Stewart, Mattox, 1978), и для флагеллят, отнесенных T. Christensen (1980) к *Prasinophyceae*. Отечественные ботаники рассматривают эти формы как *Volvocales* (Топачевский, Масюк, 1984). Именно *Prasinophyceae* в понимании Christensen многие авторы считают наиболее примитивными представителями зеленых водорослей (Stewart, Mattox, 1975; Pickett-Heaps, 1975; Chadefaud, 1977; Melkonian, 1982b). Эти организмы на поверхности тела и жгутиков имеют чешуйки, 2 или 4 жгутика выходят из жгутиковой ямки на полюсе клетки. У форм, изученных к настоящему времени на электронно-микроскопическом уровне, кроме крестообразно расположенных микротрубочковых корешков, от базальных тел отходит ризопласт — фибриллярный тяж, не связанный с микротрубочками корешков и направленный внутрь клетки. Микротрубочковые корешки у изученных к настоящему времени празинофитовых водорослей оканчиваются на переднем конце клетки в отличие от *Chlorophyceae* (в понимании Stewart и Mattox), где корешки всегда направлены назад (Melkonian, 1982b). Для празинофитовых характерно также дорсовентральное строение клеток и латеральное расположение ядер. Авторы, цитированные выше, предполагают, что в процессе эволюции празинофитовых водорослей могла произойти потеря чешуек, жгутиковой ямки, ризопласта, переориентация микротрубочковых корешков в сторону заднего конца клетки, а базальные тела жгутиков, расположенные у примитивных форм обычно под острым углом друг к другу, у большинства зеленых водорослей располагаются перпендикулярно продольной оси клетки под углом 180° друг к другу (Melkonian, 1982a, b). В качестве наиболее четкого признака жгутикового аппарата, характеризующего различные эволюционные линии развития водорослей с крестообразными микротрубочковыми жгутиковыми корешками, рассматривается абсолютная ориентация базальных тел и жгутиковых корешков (O'Kelly, Floyd, 1983, 1984). Базальные тела при взгляде на них от переднего конца клетки извне обычно оказываются более или менее сильно смещенными относительно друг друга. Это смещение может быть по часовой стрелке или против часовой стрелки. В первом случае правое базальное тело лежит как бы на цифре 1 часового циферблата, а левое — на цифре 7. Во втором случае базальные тела лежат соответственно на цифрах 11 и 5. Для большинства водорослей с крестообразной корешковой системой характерна абсолютная ориентация против часовой стрелки (O'Kelly, Floyd, 1984). Расположение базальных тел по часовой стрелке встречается у относительно немногих водорослей, в том числе у представителей порядков *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chaetophorales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, и рассматривается в качестве прогрессивного признака и специализации (O'Kelly, Floyd, 1984).

Если исходить из приведенных выше филогенетических представлений, то у зооспор рода *Bracteacoccus* можно отметить наличие прогрессивных признаков — это отсутствие чешуек на теле клетки и жгутиках, отсутствие жгутиковой ямки и ризопласта, ориентация микротрубочковых корешков в направлении заднего конца клетки. К признакам примитивным могут быть отнесены дорсовентральное строение клетки, связь цистерн диктиосомы с оболочкой ядра (Melkonian, Berns, 1983). Расположение базальных тел параллельно друг другу вдоль длинной оси клетки более характерно для примитивных празинофитовых водорослей или колониальных вольвоксовых. Например, параллельно расположены базальные тела у *Volvox carteri* (Olson, Kochert, 1970), однако такое расположение базальных тел не характерно для изученных к настоящему времени одноклеточных зеленых водорослей.

Микротрубочковые корешки *Bracteacoccus minor* первого и второго типов расположены на разных уровнях по длине клетки, и все четыре не могут быть видны в плоскости одного поперечного среза, подобно тому как это имеет место у многих исследованных форм. Существенно, однако, что микротрубочковые корешки первого типа расположены в одной плоскости (см. таблицу, *11*), тогда как микротрубочковые корешки второго типа смещены относительно друг друга (*14*). Эта ситуация характерна для микротрубочковых корешков водорослей, базальные тела которых смещены по часовой стрелке (Melkonian, Berns, 1983; O'Kelly, Floyd, 1983, 1984).

Для многих жгутиков и ресничек эукариотических клеток показано, что в базальных телах микротрубочки направлены внутрь базальных тел по ходу часовой стрелки, если смотреть от основания структуры, и, следовательно, против часовой стрелки, если смотреть спереди клетки, и это, видимо, общая закономерность (Gibbons, 1981). Именно такое расположение микротрубочек можно видеть на рис. *8*. У водорослей с параллельными базальными телами последние могут быть смещены относительно перпендикулярно к дистальному соединительному волокну на поперечном срезе. Это смещение может быть также по часовой стрелке или против часовой стрелки (O'Kelly. Floyd, 1984). Из рис. *8* видно, что у *B. minor* базальные тела в плоскости поперечного среза клетки смещены по часовой стрелке. Таким образом, независимые свидетельства говорят о том, что абсолютная ориентация жгутикового аппарата *B. minor* должна быть отнесена к типу по часовой стрелке.

Строение жгутикового аппарата *B. minor* в целом соответствует схеме, характерной для подвижных клеток зеленых водорослей (*Chlorophyceae* и *Ulvaphyceae* в понимании Stewart и K. Mattox), однако здесь обнаруживается ряд особенностей, отличающих этот организм от изученных в этом отношении зеленых водорослей с абсолютной ориентацией жгутикового аппарата по часовой стрелке. Это может свидетельствовать о существовании еще одной линии эволюции жгутикового аппарата одноклеточных зеленых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилова О. В. Состав пигментов одноклеточной водоросли вида *Bracteacoccus minor*. — Вест. ЛГУ, 1984, Биология, № 3, с. 111—114. — *Громов Б. В.* Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. — Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1965, № 19, с. 125—130. — *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Желтозеленые водоросли. Вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 165 с. — *Топачевский А. В., Масюк Н. П.* Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1984. 333 с. — *Cavalier-Smith T.* Basal body and flagellar development during the vegetative cell cycle and the sexual cycle of *Chlamydomonas reinhardii*. — J. Cell Sci., 1974, N 16, p. 529—556. — *Chadefaud M.* Les Prasinophycees. Remarques historiques, critiques et phylogenetiques. — Soil. Phycol. De France, 1977, Bul. 22, p. 1—18. — *Chodat R.* Monographies d'algues en culture pure. — Materiaux pour la Flire cryptogamique suisse, 1913, vol. 4, N 2, p. 266. — *Dodge J. D.* The fine structure of algal cells. London—New York, 1973. 261 p. — *Friedmann J., Ocampo-Paus R. Bracteacoccus minor* (Chodat) Pétrova var. *desertorum* n. var., remarkable algae from the Negev. — Nova Hedwigia, 1965, vol. 10, N 3/4, p. 481—494. — *Gibbons J. R.* Cilia and flagella of eucariotes. — J. Cell. Biol., 1981, vol. 91, N 1, part 2, p. 107—124. — *Manton I.* Observations on the microanatomy of *Scorfieldia caeca* (Korch.) Belcher et Swale. — Arch. Protistenk., 1975, vol. 117, N 4, p. 358—368. — *Manton I., Rayns D. G., Ettl H., Parke M.* Further observations on green flagellates with scale flagella: the genus *Heteromastrix* Korschikov. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1965, vol. 45, p. 241—255. — *Melkonian M.* Structural and significance of cruciate flagellar root systems in green algae: comparative investigations in species *Chlorosarcinopsis* (*Chlorosarcinales*). — Plant Syst. Evol., 1978, vol. 130, p. 265—292. — *Melkonian M.* Ultrastructural aspects of basal body associated fibrous structure in green algae: a critical review. — Biosystems, 1980, vol. 12, N 1, p. 85—104. — *Melkonian M.* The functional analysis of the flagellar apparatus in green algae. — In: Procariotic and Eucariotic flagella / Ed. by W. B. Amos, I. G. Duckett, 1982a, p. 589—606. — *Melkonian M.* Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants. — Taxon, 1982b, vol. 31, N 2, p. 255—265. — *Melconian M., Berns B.* Zoospore ultrastructure in the green alga *Friedmannia israelensis*: an absolute configuration analysis. — Protoplasma, 1983, vol. 114, N 1, p. 67—84. — *Moestrup Ø.* Flagellar structure in algae: a review, with new observations paticularly on the *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae* and *Reckertia*. — Phycologia, 1982, vol. 21, N 4, p. 427—528. — *O'Kelly C. J., Floyd G. L.* The flagellar apparatus of *Entocladia viridis* motile cells, and the taxonomic position of the resurrected family *Ulvellaceae* (*Ulvales*, *Chlorophyta*). — J. Phycol., 1983, vol. 19, p. 153—164. — *O'Kelly C. J., Floyd G. L.* Flagellar apparatus absolute orientations and the phylogeny of the green algae. — Biosystem, 1984, vol. 16. N 3/4, p. 227—251. — *Olson L. W., Kochert G.* Ultrastructure of *Volvox carteri*. II. The kinetosome. — Arch. Microbiol., 1970, vol. 74, N 1, p. 31—40. — *Petrovă J.* Die vermeintliche Heterokonte «*Botridiopsis*» *minor* — eine *Chlorophyceae*. — Beih. Z. Bot. Centralbl., 1931, vol. 48, 1 Abt., p. 221—228. — *Pickett-Heaps J. D.* Green algae structure, reproduction, and evolution in selected genera. Sanderland, 1975. 606 p. — *Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. — Bot. Rev., 1975, vol. 41, N 1, p. 104—135. — *Stewart K. D., Mattox K. R.* Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. — Biosystems, 1978, vol. 10, p. 145—152.

Ленинградский государственный университет. Получено 20 XI 1984

УДК 581.5 : 582.772.2 : 58.056 (470.23) Бот. журн., т. 71, № 1

Н. Е. Булыгин, Н. В. Ловелиус, Г. А. Фирсов

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *ACER* (*ACERACEAE*), КУЛЬТИВИРУЕМЫХ В ЛЕНИНГРАДЕ, И ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

N. E. BULIGIN, N. V. LOVELIUS, G. A. FIRSOV.

BIOECOLOGICAL PECULIARITIES OF SPECIES OF THE GENUS *ACER* (*ACERACEAE*), CULTIVATED IN LENINGRAD, AND THE CHANGES OF CLIMATE

Рассмотрены биоэкологические особенности видов клена, интродуцированных в Ленинграде; выявлены наиболее перспективные представители рода *Acer* для использования их в озеленении. На примере двух 30-летий (1886—1916 и 1953—1983 гг.) показана циклическая изменчивость климата, обусловленная цикличностью активности Солнца, и связь с изменчивостью климата повреждаемости кленов морозами и их репродуктивной способности. Полученные материалы дают основание внести существенные коррективы в систему взглядов об экологии, зимостойкости и репродуктивной способности древесных интродуцентов на северо-западе РСФСР, основанных ранее на данных Э. Л. Вольфа.

Как показано работами многих исследователей, ведущим экологическим свойством древесных растений, определяющим результаты их интродукции и перспективность разведения в лесной части СССР, является зимостойкость. Это относится и к видам рода *Acer*, история интродукции которых в Санкт-Петербург—Петроград—Ленинград насчитывает свыше 230 лет (Булыгин, Фирсов, 1981). Зимостойкость кленов, обычно оцениваемая через повреждаемость их морозами, в условиях Ленинграда и его окрестностей фиксировалась неоднократно (Фишер, 1837, 1852; Регель, 1858, 1879; Шредер, 1861; Вольф, 1905, 1915, 1917; Акимов, Булыгин, 1961; Андронов, 1953, 1962; Головач, 1980, и др.). Для многих видов материалы по зимостойкости в литературе приведены неоднократно, поэтому на первый взгляд складывается впечатление, что для характеристики зимостойкости кленов вполне достаточно ссылок на цитированные работы с некоторым их обобщением. Однако многочисленность опубликованных данных делает невозможным их использование из-за противоречивости приводимых сведений. Например, различно оценена зимостойкость кленов 55 видов и подвидов, испытанных под Ленинградом (Булыгин, Фирсов, 1983). *A. negundo*, *A. campestre*, *A. circinatum*, *A. mono* и даже аборигенный *A. plata-*

noides характеризовались и как вполне зимостойкие, и как вымерзающие (Шредер, 1861; Регель, 1879; Уханов, 1950; Акимов, Булыгин, 1961, и др.).

Основной причиной противоречивости данных разных авторов о зимостойкости одних и тех же видов древесных растений является прежде всего ярко выраженная ее изменчивость, на что обращал внимание еще Э. Л. Вольф (1917).

Учитывая, что в Ленинграде накоплены наиболее длительные ряды инструментальных метеорологических наблюдений, а также данные о зимостойкости древесных интродуцентов, их цветении и плодоношении, мы сочли целесообразным провести сравнение этих показателей на примере интродуцированных биотипов 37 видов рода *Acer*, культивируемых в арборетуме Ленинградской лесотехнической академии во второй половине XIX — начале XX вв. и во второй половине текущего столетия. Материалы о повреждаемости кленов морозами, их цветении и плодоношении за период с 1886 по 1916 г. взяты из публикаций Вольфа (1905, 1917), а в условиях современного климата — по данным исследований двух авторов статьи: Н. Е. Булыгина (исследования с 1950 по 1979 гг.) и Г. А. Фирсова (исследования с 1980 по 1983 гг.).

Для интегральной оценки повреждаемости кленов морозами были выделены на основании диагностики Н. Е. Булыгина (Булыгин, Фирсов, 1983) 5 унифицированных групп зимостойкости древесных растений в условиях северо-запада РСФСР: I — вполне зимостойкие, II — сравнительно зимостойкие, III — сравнительно незимостойкие, IV — незимостойкие, V — совершенно незимостойкие (т. е. вымерзающие с корнем). Аборигенные древесные виды (в том числе и клен остролистный) обычно являются представителями группы I, и как исключение в годы с крайне неблагоприятной биоклиматической ситуацией могут относиться к группе II, а в ювенильном возрасте — даже к группе III. Древесные интродуценты могут представлять все 5 групп зимостойкости.

Сравнительное подразделение видов и подвидов клена по группам зимостойкости приведено в табл. 1, оценено их репродуктивное состояние: В — находятся только в вегетативном состоянии, Цв — цветут, но не плодоносят, Пл — плодоносят. Названия растений расположены в табл. 1 в последовательности, соответствующей возрастанию повреждаемости их морозами в настоящее время.

Во второй половине XX в. практически не выявлены виды клена, которые в условиях Ленинграда повреждались бы морозами сильнее и чаще, чем в XIX— начале XX вв., а у 68 % анализируемых таксонов в настоящее время их повреждаемость морозами явно снизилась (см. табл. 1), поэтому для анализируемых 37 видов и подвидов клена средняя группа их зимостойкости по исследованиям Вольфа (1917) должна составить II, 9; а для условий современного климата — II, 4. Согласно Вольфу, в Ленинграде было всего 3 вида вполне зимостойких интродуцированных клена (*A. rubrum*, *A. spicatum*, *A. tataricum*), тогда как сейчас видов группы I здесь уже 10. Если Вольф выявил 16 незимостойких таксонов (представители групп IV и V), то во второй половине текущего столетия их число сократилось вдвое. Биотипы таких видов, как *A. japonicum*, *A. palmatum*, *A. velutinum*, *A. opalus* subsp. *obtusatum*, *A. sieboldianum*, ранее вымерзающие уже в первую зиму, в настоящее время культивируются в условиях Ленинграда по нескольку десятков лет. И хотя они здесь сильно обмерзают, но от морозов, как правило, не гибнут. Только у *A. turkestanicum* имеются отдельные биотипы, вымерзающие в аномально суровые зимы. Повреждаемость отрицательной температурой некоторых видов (*A. pseudosieboldianum*, *A. saccharum* subsp. *nigrum*) настолько уменьшилась, что сейчас их можно считать вполне перспективными видами для озеленения Ленинграда, тогда как Вольф относил их к систематически и сильно обмерзающим. В современных экологических условиях 20 видов и подвидов интродуцированных кленов являются перспективными для озеленения Ленинграда — это все таксоны, относящиеся к группам I и II, а при условии селекционного отбора достаточно зимостойких экотипов перспективным для разведения здесь можно считать и *A. circinatum* — вид с весьма высокими декоративными свойствами.

Со снижением повреждаемости кленов морозами заметно возрастает число таксонов, вступивших к настоящему времени в возраст половой зрелости. Если из 37 видов и подвидов клена Вольф наблюдал цветение и плодоношение лишь у 15, то во второй половине текущего столетия их насчитывается уже 25. Важно

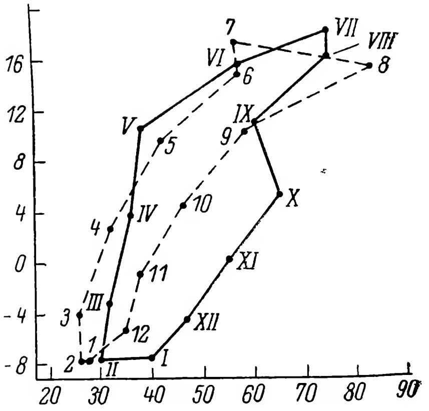


Рис. 1. Климатограммы температура—осадки для периодов исследований Вольфа (1886—1916 гг.) и последнего тридцатилетия (1953—1983 гг.).

1—12 — период исследований Вольфа; *I—XII* — современный период. *Цифры* — месяцы гидрологического года. *По оси абсцисс* — количество осадков, мм; *по оси ординат* — температура, °С.

подчеркнуть и то, что Вольф вообще не отмечал случаев появления у кленов самосева, тогда как в настоящее время в арборетумах Ленинграда наличие самосева установлено у *13* интродуцированных видов (*A. barbinerve*, *A. campestre*, *A. ginnala*, *A. glabrum*, *A. heldreichii*, *A. mandshuricum*, *A. negundo*, *A. pseudoplatanus*, *A. pseudosieboldianum*, *A. spicatum*, *A. tataricum*, *A. tegmentosum*, *A. ukurunduense*). Как известно, способность древесных интродуцентов к размножению самосевом является одним из ведущих показателей успешного протекания процессов их акклиматизации (Гурский, 1957; Шлыков, 1963; Лапин, Сиднева, 1968; Некрасов, 1980; Кохно, 1982, и др.).

ТАБЛИЦА 1

Повреждаемость морозами и репродуктивное состояние интродуцированных видов и подвидов рода *Acer*, испытанных в Петербурге—Петрограде (1886—1916) и Ленинграде (1950—1983 гг.)

Виды и подвиды	Группа зимостойкости и репродуктивное состояние	
	1950—1983	1886—1916
A. barbinerve Maxim.	I, Пл	II, Пл
A. mandshuricum Maxim.	I, Пл	II, Пл
A. negundo L.	I, Пл	II, Пл
A. pseudosieboldianum (Pax) Kom.	I, Пл	IV, В
A. rubrum L.	I, Пл	I, Цв
subsp. *drummondii* (Nutt.) E. Murray	I, Цв	IV, В
A. spicatum Lam.	I, Пл	I, Пл
A. tataricum L.	I, Пл	I, Пл
A. tegmentosum Maxim.	I, Пл	II, Пл
A. ukurunduense Trautv. et Mey.	I, Пл	II, Пл
A. campestre L.	I—II, Пл	II, Пл
A. ginnala Maxim.	I—II, Пл	I—II, Пл
A. mono Maxim.	I—II, Пл	II, Пл
A. saccharinum L.	I—II, Пл	II, Цв
A. saccharum Marsh.	I—II, Пл	II, В
subsp. *nigrum* (Michx. fil.) Desmarais	II, В	IV, В
A. pensylvanicum L.	I—II, Пл	II, В
A. glabrum Torr.	II, Пл	III, Пл
A. heldreichii Orph. ex Boiss.	II, Пл	II, В
A. pseudoplatanus L.	II, Пл	II, Пл
A. miyabei Maxim.	II—III, Пл	II, В
A. circinatum Pursh	II—III, Пл	III, Пл
A. semenovii Regel et Herd.	II—III, Пл	III—IV, В
A. cappadocicum Gled.	III, В	IV, В
A. cissifolium (Siebold et Zucc.) C. Koch	III, В	IV, В
A. japonicum Thunb.	III—IV, В	V
A. palmatum Thunb.	III—IV, В	V
A. trautvetteri Medw.	III—IV, Пл	III—IV, В
A. velutinum Boiss.	III—IV, Цв	V
A. hyrcanum Fisch. et Mey.	IV, В	IV, В
A. macrophyllum Pursh	IV, В	IV, В
A. monspessulanum L.	IV, В	IV, В
A. opalus Mill.	IV, В	IV, В
subsp. *obtusatum* (Willd.) Gams	IV, В	V
A. sieboldianum Miq.	IV, В	V
A. diabolicum Blume ex C. Koch	IV (V), Цв	IV, В
A. turkestanicum Pax	IV (V), В	V

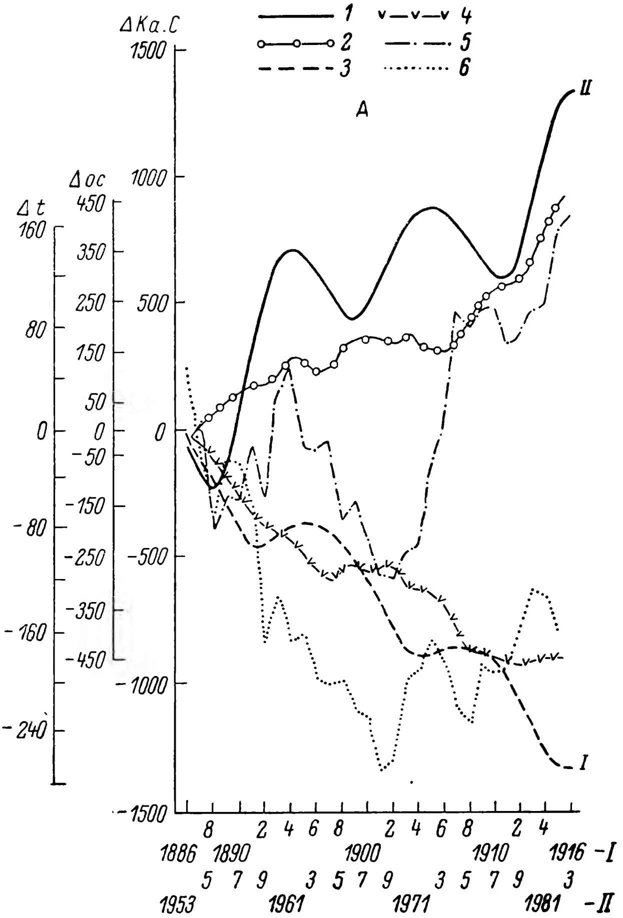


Рис. 2. Интегральные характеристики активности Солнца $\Delta K_{а.с}$ (*1*, *3*), осадков $\Delta_{ос}$, (*2*, *4*) и температуры Δt (*5*, *6*) в годы двух периодов интродукции кленов в Ленинграде в холодную (*А*) и теплую (*Б*) части года.

Активность Солнца: *1* — в современный период (1953—1983 гг.), *3* — в период исследований Вольфа (1886—1916 гг.); осадки: *2* — в современный период, *4* — в период исследований Вольфа; температура: *5* — в современный период, *6* — в период исследований Вольфа.

Анализ выявленных изменений в повреждаемости кленов морозами и их репродуктивной способности будет более содержательным, если провести сравнение климатических условий периода исследований Вольфа и в настоящее время. Были использованы данные за тридцатилетние периоды с 1886 по 1916 и с 1953 по 1983 гг. о среднемесячных температурах воздуха и сумме осадков в Ленинграде (по сведениям метеостанции ИЦП (Информационный центр погоды) и архива Северо-Западного территориального управления по гидрометеорологии и контролю природной среды). В качестве иллюстрации выполненных расчетов применен метод климаграмм. Следует заметить, что наши предшественники (Вальтер, 1968, 1974, 1975 и др.), как правило, основывались на характеристике тепло- и влагообеспеченности в пределах календарного года. Такой подход менее информативен в эколого-интродукционных исследованиях, так как не дает представления об условиях предшествующих лет, поэтому анализ тепло- и влагообеспеченности сравниваемых периодов приведен за гидрологический год — с сентября предшествующего года до августа последующего (рис. 1).

Климатограммы температура—осадки для периода наблюдений Вольфа и последнего 30-летия существенно различаются. Начиная с сентября, когда у кленов заканчивается вегетация, и почти за весь период относительного покоя в последнее 30-летие средняя месячная температура выше, чем в годы наблюдений Вольфа. Следовательно, их можно назвать годами благоприятных усло-

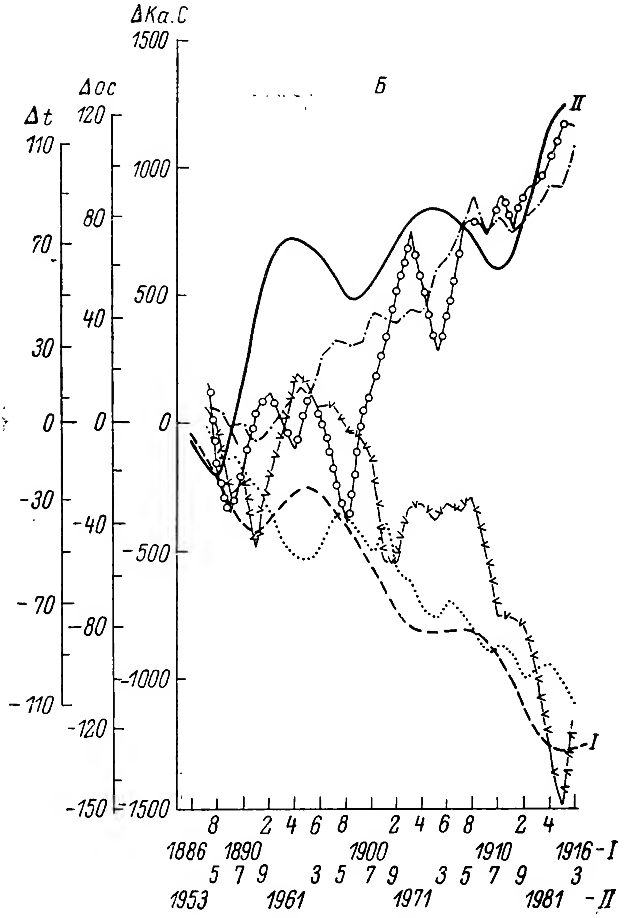


Рис. 2 (*продолжение*).

вий для интродуцентов. Особенно велики различия в температурах в октябре—декабре (конец вегетации—начало перезимовки) и в марте—мае (перед началом вегетации). В абсолютных значениях различие температуры в эти месяцы достигает 0.8—1.0 °С. В среднем в годы последнего 30-летия стало теплее на 0.7°. В октябре, ноябре, декабре и январе в последнее 30-летие осадки увеличились на 19, 17, 12 и 13 мм, что составляет 41, 44, 34 и 48 % соответственно. Увеличение количества осадков в настоящий период отмечено во все месяцы холодной части года; если рассматривать изменение осадков за год в целом, то и в этом случае в последнее 30-летие их стало больше на 83 мм (или на 16 %).

Расчеты показали, что средняя за два 30-летия ($n=60$) сумма эффективных температур в холодное время года (XI—III) составляет —722±36°, в теплое (IV—X) — +2365±25°. Количество осадков в холодный период — 177±6, в теплый — 390±9 мм. Исходя из этих данных, было выполнено распределение лет по аномальности показателей температуры и количества осадков. Итоговые результаты расчетов приведены в табл. 2, где обозначены: Х — холодно, Н — норма, Т — тепло; количество осадков: М — малое, Н — нормальное, Б — большое.

В последнее 30-летие количество холодных зим уменьшилось с 10 до 8, а число теплых — увеличилось с 8 до 12. Еще более заметны изменения летом: число холодных лет уменьшилось с 21 до 5, а число теплых выросло с 5 до 18. Число малоснежных зим уменьшилось с 19 до 6, а число зим с большим количеством осадков увеличилось с 3 до 18. Важно подчеркнуть, что если в прошлом число холодных и одновременно малоснежных зим, которые являются очень неблагоприятными для перезимовки интродуцентов, составляло 7, то в последнее 30-летие — только 2 (1962/63, 1968/69). И наконец, если в период исследо-

ТАБЛИЦА 2

Распределение числа лет в двух тридцатилетиях по аномальности среднемесячных температур и количеству осадков

Период года	Годы	Число лет					
		температура			осадки		
		Х	Н	Т	М	Н	Б
XI—III	1886—1916	10	12	8	19	8	3
	1953—1983	8	10	12	6	6	18
IV—X	1886—1916	21	4	5	14	8	8
	1953—1983	5	7	18	10	4	16

ваний Вольфа в 8 случаях из 30 холодной зиме предшествовало холодное лето, что также крайне неблагоприятно для растений, то в последнее 30-летие таких случаев было лишь 3 (1955/56, 1965/66, 1978/79).

Мы также проанализировали ход температуры и осадков и сделали обработку характеристик активности Солнца. Для каждого элемента найдена средняя за 60 лет, от которой рассчитывались отклонения (%). Следующей операцией было интегрирование и построение интегрально-разностных кривых для каждого периода. Такая обработка выполнена для средних месячных температур, осадков и характеристик солнечной активности (по числам Вольфа) теплой (IV—X) и холодной (XI—III) частей года (рис. 2, *А*, *Б*). Обращаем внимание на тот факт, что многолетние тенденции в изменении активности Солнца, количества осадков и температуры воздуха в 30-летие 1886—1916 гг. как в холодную, так и в теплую части года имеют отчетливо выраженный спад. В последнее 30-летие наблюдалась тенденция положительного приращения интегральных характеристик всех элементов. Для более полного представления о диапазоне различий интегральных характеристик на конец каждого 30-летия в табл. 3 приведены их параметры по каждому элементу.

ТАБЛИЦА 3

Амплитуда различий интегрально-разностных характеристик двух периодов (1886—1916 гг. и 1953—1983 гг.) интродукции видов рода *Acer* в Ленинграде для активности Солнца, количества осадков и температуры воздуха в теплую и холодную части года, %

Элемент	Годы	Итог последовательного суммирования отклонений от нормы (%) от начала до конца каждого тридцатилетия				Диапазон различий за год
		холодная часть года		теплая часть года		
		итог отклонений	амплитуда	итог отклонений	амплитуда	
Активность Солнца (средние месячные числа Вольфа)	1886—1916	—1334	2667	—1267	2534	5201
	1953—1983	+1333		+1267		
Осадки	1886—1916	—452	909	—117	234	1143
	1953—1983	+457		+117		
Температура	1886—1916	—157	314	—111	221	535
	1953—1983	+157		+110		

Самый значительный диапазон различий наблюдается у интегральной характеристики активности Солнца, взятой нами по средним месячным значениям чисел Вольфа (см. рис. 2 и табл. 3). Интегральные кривые (рис. 2) как в холодную, так и в теплую части года характеризуются почти полным совпадением с хорошо выраженными волнами 11-летних циклов. Важным элементом по амплитудам различий являются осадки, причем обращает на себя внимание значительное сокращение амплитуды (почти в 4 раза) в теплую часть года. Амплитуда различий температуры воздуха в холодное время года несколько большая, чем в теплое. Нельзя не обратить внимание на тот факт, что диапазон различий активности Солнца в холодную часть года почти в 3 раза больше, чем у количества осадков, и в 9 раз, чем в изменении температуры. В теплую часть года эти различия больше, чем в 10 раз. Анализ полученных данных позволяет проследить, насколько велики климатические различия в настоящее время по сравнению с концом XIX—началом XX вв., что повлияло на результаты интродукции кленов в условиях Ленинграда. Выявленная соподчиненность в масштабах изменений показателей тепловлагообеспеченности и характеристик активности Солнца позволяет с достаточной определенностью высказать соображения о гелиофизической природе изменений условий интродукции в анализируемые периоды. Результаты расчетов подтверждают выводы о существенном потеплении климата, проявившемся особенно отчетливо в 30-х годах XX в. на обширных пространствах Евразии (Рубинштейн, Полозова, 1966; Покровская, Бычкова, 1967; Будыко, 1974, 1980; Ловелиус, 1979, и др.) и об изменении биоклиматической ситуации в Ленинграде в более благоприятном для растений направлении (Булыгин, Довгулевич, 1974; Булыгин, Щеголева, 1979; Булыгин, Шульц, 1983).

Поскольку Вольф испытал наибольшее число таксонов клена (как и интродуцентов других родов) в условиях Ленинграда и практически все представления о зимостойкости древесных экзотов на северо-западе РСФСР до последнего времени основывались на его трудах (Малеев, 1933; Гурский, 1957; Замятнин, 1958; Качалов, 1970), то важно внести определенные коррективы в данные Вольфа на фоне имеющих место колебаний климата, а с учетом изменчивости повреждаемости древесных растений морозами в их онтогенезе — на фоне биоклиматической цикличности (Булыгин, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

Акимов П. А., Булыгин Н. Е. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Л.: Изд-во ЛТА, 1961. 111 с. — *Андронов Н. М.* О зимостойкости деревьев и кустарников в Ленинграде. В кн.: Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1953, сер. 6, вып. 3, с. 165—220. — *Андронов Н. М.* Деревья и кустарники дендрологического сада Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Л.: Изд-во ЛТА, 1962. 112 с. — *Будыко М. И.* Изменения климата. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 280 с. — *Будыко М. И.* Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 350 с. — *Булыгин Н. Е.* Биоклиматическая цикличность и зимостойкость древесных интродуцентов. — Тез. VIII дендрол. конгр. соц. стран. Тбилиси, 1982, с. 219 — *Булыгин Н. Е., Довгулевич З. Н.* О фенологической тенденции и цикличности в вековых фенологических рядах на северо-западе России. — В кн.: Лесоводство, лесн. культ. и почвоведение. Л.: Изд-во ЛТА, 1974, вып. 3, с. 25—33. — *Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А.* История интродукции кленов в Ленинграде. Деп. в ВИНИТИ 20 VIII 1981, № 4168-81 Деп. 50 с. — *Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А.* Интродукция кленов на северо-западе РСФСР. Деп. в ВИНИТИ 3 VI 1983, № 3006-83 Деп. 203 с. — *Булыгин Н. Е., Шульц Г. Э.* Сезонная жизнь. — В кн.: Природа Ленинградской области и ее охрана. Л.: Лениздат, 1983, с. 155—164. — *Булыгин Н. Е., Щеголева С. В.* Роль фенологических календарей в изучении природных условий и в организации рационального природопользования. — В кн.: Сезонное развитие природы Русской равнины. Л.: Наука, 1979, с. 4—9. — *Вальтер Г.* Растительность земного шара. М.: Прогресс. Т. 1, 1968. 551 с., т. 2, 1974. 423 с.; т. 3, 1975. 428 с. — *Вольф Э. Л.* Дендрологический сад Имп. лесного института. — Изв. Имп. лесн. ин-та, 1905, вып. 13, с. 1—106. — *Вольф Э. Л.* Клены — *Acer* L. — Лесн. журн., 1915, вып. 4, с. 616—661. — *Вольф Э. Л.* Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений. — В кн.: Тр. бюро по прикл. бот., 1917, т. 10, № 1, с. 1—146. — *Головач А. Г.* Деревья, кустарники и лианы ботанического сада БИН АН СССР. Л.: Наука, 1980. 188 с. — *Гурский А. В.* Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 303 с. — *Замятнин Б. Н.* Сем. Кленовые — *Aceraceae*. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 405—499. — *Качалов А. А.* Деревья и кустарники. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 408 с. — *Кохно Н. А.* Клены Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 183 с. — *Лапин П. И., Сиднева С. В.* Определение перспективности растений для интродукции по данным фенологии. — Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 1968, вып. 69, с. 14—21. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 1979. 231 с. — *Малеев В. П.* Теоретические основы акклиматизации. Л.: Изд-во ВИР, 1933. 168 с. — *Некрасов В. И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 101 с. — *Покровская Т. В., Бычкова А. Т.* Климат Ленинграда и его окрестностей. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 199 с. — *Регель Э. Л.* Список деревьев и кустарников, произрастающих в Петербурге и его окрестностях. СПб., 1858. 12 с. — *Регель Э. Л.* Русская дендрология. СПб., 1879, вып. 5, с. 354—473. — *Рубинштейн Е. С., Полозова Л. Г.* Современные изменения климата. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 268 с. — *Уханов В. В.* Клены Северной Америки в районе Ленинграда и возможность их культуры в европейской части СССР. — В кн.: Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1950, сер. 6, вып. 1, с. 20—57. — *Фишер Ф. Б.* Опыт разведения иностранных дерев. — Лесн. журн., 1837, ч. 3, кн. 3, с. 442—445. — *Фишер Ф. Б.* Деревья и кустарники, способные к разведению в окрестностях С.-Петербурга. — Журн. МВД, СПб., 1852, т. 40, кн. 12, с. 1—13. — *Шлыков Г. Н.* Интродукция и акклиматизация растений. М.: Сельхозгиз, 1963. 488 с. — *Шредер Р. И.* Наблюдения над разводимыми в С.-Петербургском лесном институте деревьями и кустарниками относительно их неприхотливости при особенном внимании необыкновенно жестокой зимы 1860—1861 г. — Акклиматизация, 1861, т. 2б, вып. 9, с. 181—458.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова.

Получено 7 VIII 1984.

УДК 581.11 (517.3)

Бот. журн., т. 71, № 1

С. Н. Шереметьев

К ВОПРОСУ О РЕГУЛЯЦИИ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗААЛТАЙСКОЙ ГОБИ МНР

S. N. SHEREMETIEV. ABOUT REGULATION OF WATER RELATIONS IN PLANTS IN TRANSALTAI GOBI IN MONGOLIA

На основе экспериментальных данных построены модели регуляции водного режима трех доминантов (*Stipa glareosa*, *Anabasis brevifolia*, *Allium polyrrhizum*) остепненной пустыни Заалтайской Гоби. Регуляция водного режима растений, согласно этим моделям, осуществляется по принципу прямой связи показателей водного режима с факторами среды, а также отрицательной обратной связи между интенсивностью транспирации и реальным водным дефицитом, что позволяет растениям активно приспосабливаться к условиям почвенного водоснабжения.

Для изучения регуляции водного режима растений основное внимание было уделено дневной и сезонной динамике интенсивности транспирации и реального водного дефицита. По нашему мнению, фазовые соотношения между этими показателями в течение дня и в целом за сезон зависят от степени водообеспеченности растений и, изменяясь соответствующим образом, позволяют им осуществлять один из возможных путей регуляции водного режима. Целью настоящего сообщения является обсуждение моделей регуляции водного режима растений на основе фазовых соотношений между интенсивностью транспирации и реальным водным дефицитом.

Материал и методика

Работа была проведена в июле—августе 1983 г. в рамках комплексных стационарных исследований Комплексной советско-монгольской биологической экспедиции в Заалтайской Гоби на стационаре Эхийн-Гол.

Изучение водного режима растений проводили на участке остепненной пустыни (Рачковская, Гунин, 1980) в ковыльково-луково-баглуровом сообществе.

Объектами изучения водного режима были *Stipa glareosa* P. Smirn., *Anabasis brevifolia* C. A. Mey. и *Allium polyrrhizum* Turcz. ex Regel.

Stipa glareosa — плотнодерновинный злак со склероморфными листьями фестукоидного типа (Гамалей, 1983), имеющий хорошо развитую корневую систему до 80 см дл.

Anabasis brevifolia — полукустарничек, суккулент, корневая система которого простирается в глубину до 100—140см.

Allium polyrrhizum — плотнодерновинный лук с корневой системой, проникающей в глубину до 30 и с радиусом распространения корней до 30—40 см (Попова, 1977).

Изучение водного режима растений включало в себя определение интенсивности транспирации (методом быстрого взвешивания), реального водного

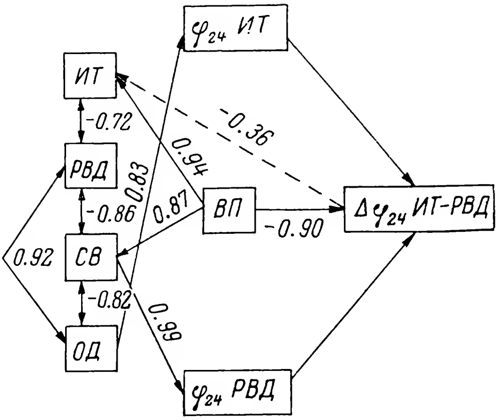


Рис. 1. Схема регуляции водного режима *Stipa glareosa.*

Цифры около стрелок — коэффициенты корреляции. *ИТ* — интенсивность транспирации; *РВД* — реальный водный дефицит; *СВ* — содержание воды; *ОД* — осмотическое давление клеточного сока; φ_{24} *ИТ*, φ_{24} *РВД* — акрофазы суточных ритмов транспирации и водного дефицита соответственно; $\Delta\varphi_{24}$ *ИТ—РВД* — сдвиг фаз между суточными ритмами транспирации и водного дефицита; *ВП* — влажность почвы.

дефицита (методом насыщения), содержания воды (весовым методом) и осмотического давления клеточного сока (криоскопическим методом) листьев и корней (кроме *Stipa glareosa*). Было проведено по 190—200 определений интенсивности транспирации, содержания воды и водного дефицита, по 15—20 определений осмотического давления клеточного сока для каждого вида растений.

Для исследования временнóй организации транспирации и водного дефицита был использован Косинор-анализ (Емельянов, 1976; Nelson e. a., 1979). В результате (на уровне $P=0.95$) были определены акрофазы (время, в которое функция принимает максимальные значения) и амплитуды 24-часовых ритмов транспирации и водного дефицита.

Для выяснения вопроса о регуляции водного режима растений и построения моделей были рассчитаны и проанализированы парные коэффициенты корреляции между интенсивностью транспирации, реальным водным дефицитом, содержанием воды, осмотическим давлением клеточного сока, акрофазами 24-часовых ритмов транспирации и водного дефицита, температурой воздуха, дефицитом влажности воздуха, освещенностью, влажностью почвы, сдвигом фаз между суточными ритмами транспирации и водного дефицита (данные по динамике влажности почвы любезно предоставлены Г. Н. Якуниным). Корреляция оценивалась, если это было необходимо, после сглаживания зависимостей. Поскольку суточные ритмы транспирации и водного дефицита могут быть охарактеризованы в каждый день наблюдений только одним значением акрофазы, в расчет принимались средние за день величины показателей водного режима и факторов среды.

Результаты исследований

Stipa glareosa. После проведения парного корреляционного анализа была построена схема регуляции водного режима (рис. 1), в которой использованы самые сильные и достоверные связи. Такие показатели водного режима, как реальный водный дефицит, содержание воды и осмотическое давление клеточного сока листьев, оказались тесно связанными между собой. Наибольший коэффициент корреляции обнаружен между водным дефицитом и осмотическим давлением клеточного сока. Интенсивность транспирации в наименьшей степени связана с остальными показателями водного режима.

Из всех факторов среды только влажность почвы оказывает самое существенное влияние на интенсивность транспирации и содержание воды. Кроме того, влажность почвы через содержание воды и осмотическое давление клеточного сока оказывает влияние на положение акрофаз суточных ритмов транспирации и водного дефицита (рис. 1). Это выражается, в частности, в том, что сдвиг фаз между суточными ритмами этих показателей тесно связан с влажностью почвы.

Характер связей, обнаруженных между различными показателями водного режима, позволяет предположить, что схема, представленная на рис. 1, является отображением контура отрицательной обратной связи, который позволяет растениям осуществлять авторегуляцию водного режима.

Авторегуляция может происходить следующим образом. При достаточном для растений запасе влаги в почве имеет место положительная прямая связь интенсивности транспирации и содержания воды в листьях с влажностью

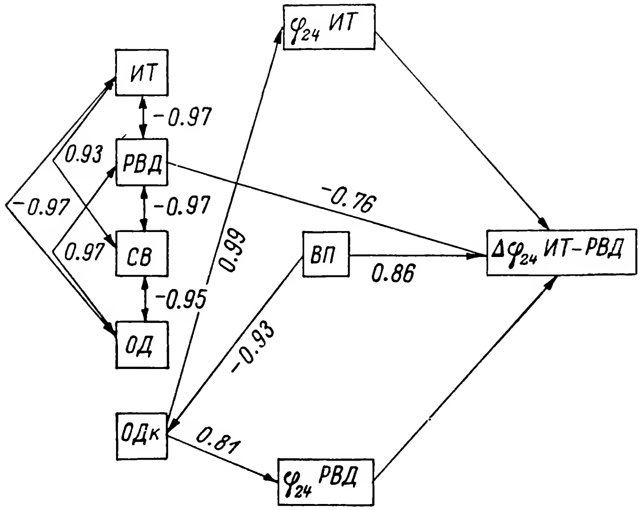


Рис. 2. Схема регуляции водного режима *Anabasis brevifolia*.

ОДк — осмотическое давление клеточного сока корней. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

почвы. Согласованно с изменениями этих показателей изменяются реальный водный дефицит и осмотическое давление клеточного сока. Фазовые сдвиги между суточными ритмами транспирации и водного дефицита близки к нулю. В этом случае контур отрицательной обратной связи не работает.

Если растения испытывают недостаток влаги в почве, контур отрицательной обратной связи работает таким образом, что приводит к существенному сдвигу фаз между ритмами транспирации и водного дефицита. Этот сдвиг фаз может достигать половины периода (0.5 *T*). В этом случае суточные ритмы транспирации и водного дефицита находятся в противофазе, т. е. увеличение реального водного дефицита должно приводить к снижению интенсивности транспирации, что в свою очередь вызовет уменьшение водного дефицита. По мере его уменьшения интенсивность транспирации начнет увеличиваться, однако поскольку запасы воды в почве ограничены, рост интенсивности транспирации приведет к увеличению водного дефицита, что вновь вызовет снижение интенсивности транспирации.

Самый большой сдвиг фаз (0.48 *T*) между ритмами транспирации и водного дефицита наблюдался в то время, когда влажность почвы была самой низкой за весь период наблюдений. По всей видимости, в этом случае имела место авторегуляция водного режима растений по принципу отрицательной обратной связи. В остальные дни наблюдений сдвиг фаз был небольшим и составлял в среднем 0.10 *T*, т. е. изменения интенсивности транспирации и реального водного дефицита происходили практически синхронно. Следовательно, за исключением одного дня наблюдений, показатели водного режима находились в прямой зависимости от факторов среды, а растения не испытывали существенного недостатка влаги в течение почти всего периода наблюдений. Отсюда понятно, почему корреляция между интенсивностью транспирации и фазовыми сдвигами незначительна. Она была бы гораздо сильнее, если бы преобладала авторегуляция по принципу отрицательной обратной связи.

Anabasis brevifolia. Согласно схеме регуляции водного режима, построенной для растений этого вида (рис. 2), наиболее тесные связи существуют между осмотическим давлением клеточного сока корней и акрофазами суточных ритмов транспирации и водного дефицита. Сдвиг фаз между этими ритмами оказался тесно связанным с водным дефицитом. Влажность почвы оказывает самое существенное влияние на осмотическое давление клеточного сока корней.

Наличие тесных связей между элементами схемы (рис. 2), а также ее относительная простота позволили построить регрессионную модель регуляции

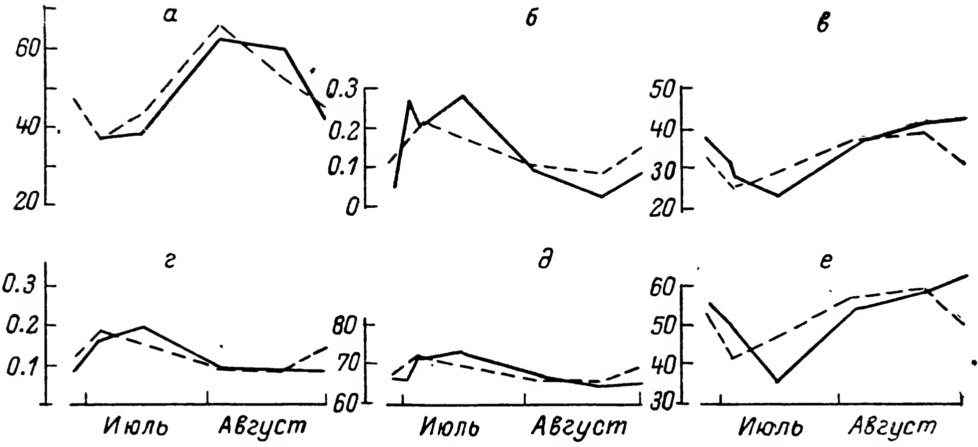


Рис. 3. Изменения показателей водного режима *Anabasis brevifolia* в течение сезона (эмпирические — *сплошные линии* — и расчетные — *штриховые кривые*).

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат*: *а* — осмотическое давление клеточного сока корней ($\times 10^{-1}$ МПа), *б* — сдвиг фаз между суточными ритмами транспирации и водного дефицита ($\Delta\varphi/T$), *в* — реальный водный дефицит (%), *г* — интенсивность транспирации (г/г·ч), *д* — содержание воды (%), *е* — осмотическое давление клеточного сока побегов ($\times 10^{-1}$ МПа).

водного режима растениями этого вида. В результате моделирования оказалось возможным, задавая только значения влажности почвы, рассчитать осмотическое давление клеточного сока корней, акрофазы суточных ритмов транспирации и водного дефицита, сдвиг фаз между ними, интенсивность транспирации, содержание воды и осмотическое давление клеточного сока побегов. Эмпирические и расчетные кривые сезонного хода параметров водного режима показывают удовлетворительное согласование (рис. 3). Этот факт свидетельствует о правильности построения схемы регуляции водного режима растений. Согласно этой схеме, влажность почвы контролирует осмотическое давление клеточного сока корней, которое в свою очередь оказывает влияние на положение акрофаз суточных ритмов транспирации и водного дефицита. Сдвиг фаз между этими ритмами регулирует уровень реального водного дефицита. Согласованно с изменениями последнего изменяются и остальные показатели водного режима.

Мы попытались оценить, как изменяются эти показатели при разных значениях влажности почвы. При уменьшении влажности почвы до 3—4 % осмотическое давление клеточного сока корней увеличивается, реальный водный дефицит остается примерно на одном уровне (рис. 4). В это же время отмечаются самые большие фазовые сдвиги между суточными ритмами транспирации и водного дефицита. При дальнейшем уменьшении влажности почвы до 2 % фазовые сдвиги уменьшаются до нуля, в результате водный дефицит увеличивается, а интенсивность транспирации снижается. При этом обратная отрицательная связь сменяется прямой отрицательной связью реального водного дефицита с влажностью почвы. Согласованно с изменениями водного дефицита изменяются и остальные показатели водного режима. При уменьшении влажности почвы от 2 до 1.4 % обнаруживается переходный процесс, когда растения «пытаются» стабилизировать реальный водный дефицит увеличением сдвига фаз между суточными ритмами транспирации и водного дефицита. Но при дальнейшем уменьшении влажности почвы суточные ритмы исчезают, а все показатели водного режима (кроме осмотического давления клеточного сока корней) выходят на плато, что может свидетельствовать о прекращении жизнедеятельности надземных частей растений.

Allium polyrrhizum. У растений этого вида статистически значимые связи обнаружены между осмотическим давлением клеточного сока корней и листьев, а также между содержанием воды и реальным водным дефицитом (рис. 5). Связей между показателями водного режима и акрофазами суточных ритмов транспирации и водного дефицита обнаружить не удалось. Интен-

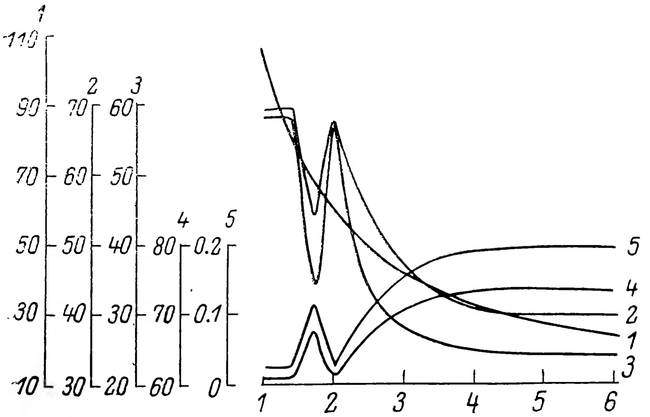


Рис. 4. Расчетные изменения показателей водного режима *Anabasis brevifolia* при разных значениях влажности почвы.

По оси абсцисс — влажность почвы (%); *по оси ординат*: *1* — осмотическое давление клеточного сока корней ($\times 10^{-1}$ МПа), *2* — осмотическое давление клеточного сока побегов ($\times 10^{-1}$ МПа), *3* — реальный водный дефицит (%), *4* — содержание воды (%), *5* — интенсивность транспирации (г/г·ч).

сивность транспирации, содержание воды и осмотическое давление клеточного сока корней оказались тесно связанными с влажностью почвы.

По-видимому, изменения этих показателей водного режима растений определяются прямой (положительной или отрицательной) зависимостью от факторов среды, ведущим из которых в данных условиях является влажность почвы. Исходя из этого предположения, мы рассчитали сезонные изменения показателей водного режима в зависимости от влажности почвы, предварительно описав показанные на рис. 5 связи нелинейными уравнениями регрессии. Оказалось, что расчетные значения осмотического давления клеточного сока листьев и корней (рис. 6, *в*, *г*) почти полностью совпадают с исходными данными. Совпадение расчетных и эмпирических величин интенсивности транспирации и содержания воды (рис. 6, *а*, *б*) выражено в меньшей степени, однако в целом расчетные кривые более или менее удовлетворительно описывают сезонный ход этих показателей водного режима.

Расчет параметров водного режима при разных значениях влажности почвы (рис. 7) показывает следующее. При уменьшении влажности почвы до 3—3.5 % интенсивность транспирации постепенно снижается, а осмотическое давление клеточного сока корней и листьев увеличивается. При дальнейшем снижении влажности почвы осмотическое давление клеточного сока корней начинает уменьшаться. Это происходит, вероятно, по двум причинам. Во-первых, из-за ограничения подачи воды корнями, во-вторых, из-за оттока осмотически активных веществ к многолетним запасающим органам. Содержание воды в листьях растений этого вида увеличивается при увеличении влажности почвы до 3—4 %, а затем начинает несколько уменьшаться из-за увеличения интенсивности транспирации.

Обсуждение

Регуляция водного режима *Stipa glareosa*, *Anabasis brevifolia* и *Allium polyrrhizum* осуществляется по-разному, но в основе этой регуляции лежат, по-видимому, только два механизма: отрицательной обратной связи между показателями водного режима и прямой (положительной или отрицательной) связи показателей водного режима с факторами среды. Контролирующим фактором среды

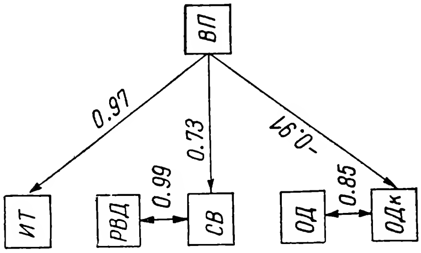


Рис. 5. Схема регуляции водного режима *Allium polyrrhizum*.

Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

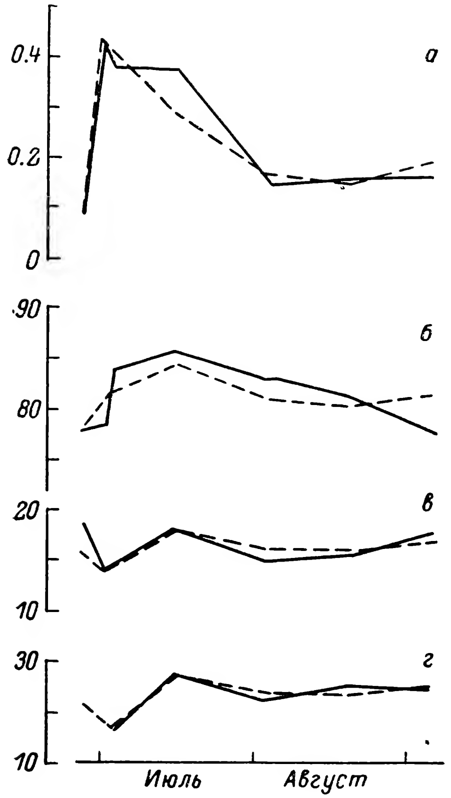
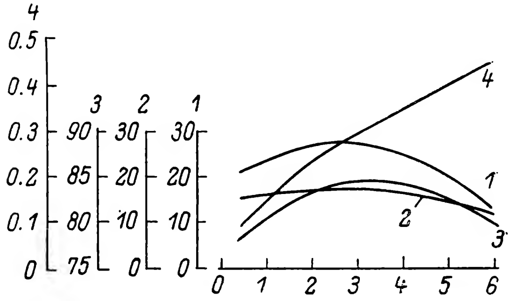


Рис. 6. Изменение показателей водного режима *Allium polyrrhizum* в течение сезона.

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат*: *а* — интенсивность транспирации (г/г·ч), *б* — содержание воды (%), *в* — осмотическое давление клеточного сока листьев ($\times 10^{-1}$ МПа), *г* — осмотическое давление клеточного сока корней ($\times 10^{-1}$ МПа).

Рис. 7. Расчетные изменения показателей водного режима *Allium polyrrhizum* при разных значениях влажности почвы.

По оси абсцисс — влажность почвы (%); *по оси ординат*: *1* — осмотическое давление клеточного сока корней ($\times 10^{-1}$ МПа), *2* — осмотическое давление клеточного сока листьев ($\times 10^{-1}$ МПа), *3* — содержание воды (%), *4* — интенсивность транспирации (г/г·ч).



во всех случаях является влажность почвы. В зависимости от того, является ли она критической или нет, вступает в действие тот или иной механизм регуляции водного режима.

Растения *Stipa glareosa* обладают отчетливым аридным габитусом (Гамалей, 1984), однако в отличие от *Anabasis brevifolia* редко встречаются в настоящей пустыне и отсутствуют в крайнеаридной пустыне. В остепненной пустыне *Stipa glareosa* произрастает в разного рода микропонижениях (Рачковская, Федорова, 1983), имеет не такую глубокую корневую систему, как *Anabasis brevifolia*, узкие, довольно плотно свернутые листья. Это свидетельствует о том, что для растений этого вида одной из основных задач обеспечения жизнедеятельности (при ограниченных запасах влаги в почве) являются снижение и стабилизация потерь воды через транспирацию на некотором низком уровне. Об этом же свидетельствует наличие контура отрицательной обратной связи, позволяющего растениям осуществлять авторегуляцию водного режима при недостаточном количестве влаги в почве. В год наблюдений условия почвенного водоснабжения для растений этого вида были, вероятно, вполне удовлетворительными. Регуляция водного режима осуществлялась по принципу прямой связи показателей водного режима с факторами среды.

A. brevifolia является одним из основных эдификаторов не только остепненной, но и настоящей, и крайнеаридной пустынь (Рачковская, Федорова, 1983). У растений этого вида хорошо развита корневая система, вместе с тем фенологическое развитие сильно зависит от запасов влаги в почве. Период вегетации ювенильных и имматурных особей в крайне засушливые годы может сокращаться до одного месяца; в сухие годы летом наблюдаются сильное подсыхание и опадение вегетативных побегов, осенняя окраска у значительной части молодых особей (Санжид, Федорова, 1983). Кроме того, известно, что в побегах *A. brevifolia* имеется большой объем водоносной паренхимы, которая может функционировать как резервуар, абсорбирующий воду в ночное время и отдающий ее мезофиллу в течение дня (Гамалей, 1984). Вероятно, запасание воды растениями этого вида не только ночью, но и в периоды сравнительно высокой влажности почвы обусловливает авторегуляцию водного режима по принципу отрицательной обратной связи. По достижении критических значений влажности почвы вступает в действие механизм прямой связи показателей водного режима с факторами среды, в результате чего растения медленно отдают воду и постепенно заканчивают вегетацию.

Allium polyrrhizum произрастает главным образом в микропонижениях остепненной пустыни. Корневая система растений этого вида не очень глубока, но чрезвычайно чувствительна даже к небольшим осадкам (Попова, 1977). В сухие годы луки покоятся, позднелетне-осенние осадки вызывают их бурный рост (Санжид, Федорова, 1983). Регуляция водного режима *A. polyrrhizum* определяется прямой зависимостью его показателей от факторов среды, причем существенную роль в этом случае, по-видимому, играет передвижение осмотически активных веществ между однолетними и многолетними частями растений. Стратегия этого вида, вероятно, заключается не в сохранении однолетних частей растений в экстремальных условиях произрастания путем выработки механизмов авторегуляции водного режима, а в том, чтобы сохранить жизнеспособными многолетние запасающие органы. К сходному выводу пришли ранее Н. И. Бобровская и Т. А. Попова (1978), изучавшие эколого-биологические особенности *A. polyrrhizum* в условиях Северной Гоби.

Таким образом, можно предположить, что активная регуляция водного режима растений осуществляется по принципу отрицательной обратной связи, что позволяет им стабилизировать функционирование в определенных условиях произрастания. Пассивная регуляция водного режима реализуется по принципу прямой (положительной или отрицательной) связи с факторами среды или при достаточной влагообеспеченности (*Stipa glareosa*, *Allium polyrrhizum*), или при недостатке влаги в почве (*Anabasis brevifolia*, *Allium polyrrhizum*).

ЛИТЕРАТУРА

Бобровская Н. И., Попова Т. А. Сравнительная экофизиологическая и биолого-морфологическая характеристика *Allium polyrrhizum* Turcz., *A. mongolicum* Regel. — Пробл. освоения пустынь, 1978, № 1, с. 65—69. — *Гамалей Ю. В.* Анатомическая характеристика ксерофитов Гоби. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино: Инст. эвол. морфол. и экол. животных, 1983, с. 40—45. — *Гамалей Ю. В.* Анатомия листа у растений пустыни Гоби. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 569—584. — *Емельянов И. П.* Формы колебаний в биоритмологии. Новосибирск: Наука, 1976. 127 с. — *Попова Т. А.* О биологии плотнодерновинных луков (*Allium polyrrhizum* Turcz., *A. bidentatum* Fisch.) Монголии. — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 165—172. — *Рачковская Е. И., Гунин П. Д.* Комплексные стационарные исследования в Заалтайской Гоби. — Пробл. освоения пустынь, 1980, № 2, с. 5—12. — *Рачковская Е. И., Федорова И. Т.* Растительные сообщества. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино: Инст. эвол. морфол. и экол. животных, 1983, с. 30—33. — *Санжид Ж., Федорова И. Т.* Динамика видового состава и особенности фенологического развития растений пустынных сообществ. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино: Инст. эвол. морфол. и экол. животных, 1983, с. 33—37. — *Nelson W., Tong Y. L., Lee J.-K.* Methods for cosinor-rhythmometry. — Chronobiologia, 1979, vol. 6, № 4, p. 305—323.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1984.

УДК 58.(077)

М. Ф. Бойко, Н. И. Горлова

ГЕРБАРИЙ И. К. ПАЧОСКОГО В ХЕРСОНСКОМ КРАЕВЕДЧЕСКОМ МУЗЕЕ

M. F. BOIKO, N. I. GORLOVA. I. K. PACHOSKY'S HERBARIUM FROM KHERSON MUSEUM OF LOCAL LORE

Сообщается о составе гербария, истории его создания и формирования и современном состоянии. В гербарии насчитывается 22 480 гербарных листов высших и низших растений.

О гербарии И. К. Пачоского, который хранится в Херсонском краеведческом музее, в литературе имеется немного сведений. В справочнике о гербариях Советского Союза (Васильченко, Васильева, 1975), в работах о Пачоском («Curriculum vitae. . .», 1917; Пузанов, Гольд, 1965) и в некоторых других говорится только о месте хранения гербария и о наличии в нем 22 тыс. гербарных листов. По этим сведениям трудно составить определенное представление о гербарии и его современном состоянии. Чтобы восполнить этот пробел, сообщаем результаты нашего предварительного изучения гербария.

Гербарий был основан Пачоским в 1897 г. и находился сначала при энтомологическом кабинете, а затем вошел составной частью в открытый по инициативе Пачоского в 1899 г. Естественно-исторический музей Херсонского губернского земства. В основу гербария были положены материалы, собранные Пачоским, работавшим с 1897 г. в Херсоне губернским энтомологом и параллельно занимавшимся изучением флоры и растительности Херсонской и соседних с ней Таврической, Екатеринославской и Бессарабской губерний,[1] а также сборы И. З. Рябкова (1000 листов, 686 видов), сделанные им в бывшем Херсонском уезде. Гербарий постоянно пополнялся сборами самого Пачоского с других территорий — Волынской, Киевской, Люблинской, Подольской, Полтавской губерний, Кавказа, Крыма, Татр, Галиции, Австрии, Венгрии, и уже через несколько лет насчитывал 6000 листов, представленных 1500 видами растений (Пачоский, 1905). С первых лет существования музея Пачоский обменивался дублетами со многими ботаниками. В гербарии имеются материалы таких исследователей, как И. Я. Акинфиев — Екатеринославская губ. (1899), В. Г. Андреев — окр. Пскова (1899—1901), Н. В. Андросов — Туркестан (1899—1902), В. И. Богданов — Самарская губ. (1899—1900), А. А. Браунер — Крым, Бессарабия (1899—1914), Н. А. Буш — Кавказ (1904), К. Л. Гольде — Крым (1899—1902), Н. А. Десулави — Кавказ (1899—1901), О. Е. Клер — Пермская губ., Кубань (1907—1909), Б. М. Козо-Полянский — Воронежская губ. (1911), В. Л. Комаров — Иркутская губ. (1902), С. И. Коржинский — Казанская губ. (1884—1900), П. П. Крылов — Томская губ. (1901—1902), К. Р. Купфер — Лифляндская губ. (1898), С. Е. Кучеровская — Тургайская, Семипалатинская области (1910), В. И. Липский — Кавказ (1899), Д. И. Литвинов — Маньчжурия, Туркестан (1898—1902), З. А. Минквиц — Сыр-Дарьинская обл. (1908), Н. В. Маркович — Кавказ, Осетия (1899—1900), Н. И. Мартьянов — Енисейская губ. (1900—1902), С. А. Мокржецкий — Крым (1912), Н. И. Пальчевский — Приморье (1901), Н. И. Пуринг — окр. Петербурга (1899—1902), А. Г. Ракочи — Черниговская, Киевская губернии (1899—1902), В. П. Савич — Туркестан (1908), В. М. Сарандинаки — Донская обл. (1907), Г. И. Стуков — Забайкалье (1900—1902), М. П. Томин — Саратовская, Иркутская губернии (1903, 1913), I. Tuzson — Венгрия, Австрия, Галиция (1906—1912), Н. В. Цингер — Киевская, Люблинская, Таврическая, Тульская, Черниговская губернии (1899—1911), И. И. Шираевский — Курская, Тамбовская губернии (1899—1902) и др. Поступали также материалы из разных гербариев: из Herbarium Flora Rossica, гербариев В. Л. Регеля, К. И. Максимовича, Р. Э. Траутветтера, Н. С. Турчанинова, K. F. Mertens (Германия), J. Gay (Великобритания), L. Fischer (Канада), материалы Flora Ingrica exiccata и др. Имеются дублеты из гербариев сотрудников ботанико-почвенных экспедиций Переселенческого управления — С. С. Ганешина, О. Э. Кнорринг-Неустроевой, И. В. Новопокровского, П. В. Сюзева.

---

[1] Географические названия и фамилии даны так, как они приводятся в гербарии.

Вследствие интенсивного поступления материалов, уже к 1906—1909 гг. в гербарии насчитывалось около 20 тыс. листов (Пачоский, 1906; Пузанов, Гольд, 1965). В последующие годы он пополнился сборами Пачоского, а после 1923 г. — незначительными сборами П. В. Тихоновой, Г. В. Манойловой и др.

Кроме голосеменных (7 видов), покрытосеменных (2480 видов) и папоротникообразных (24 вида), в гербарии имеется коллекция мохообразных — 111 видов (89 — мхов и 22 — печеночников). Часть из них — сборы Пачоского в Херсонской губ. Определены они А. А. Сапегиным в 1909 г., остальные — материалы из гербариев бриологов L. H. Rieze и G. Wagner. Лишайники представлены 22 видами, значительная часть из них собрана Пачоским и позже (в 1930 г.) определена А. Н. Окснером. Грибов, в основном паразитных, насчитывается около 150 видов, большинство из них собрано и определено Пачоским. Коллекция морских и пресноводных водорослей насчитывает 78 видов.

В гербарии хранятся типовые экземпляры видов и внутривидовых таксонов, описанных Пачоским: *Centaurea hypanica* Pacz.,[2] *Cerastium schmalgausenii* Pacz., *Cytisus biflorus* subsp. *borysthenicus* Pacz., *C. scrobiszewskii* Pacz., *Elymus repens* subsp. *pseudocaesia* Pacz., *Euphorbia tanaitica* Pacz., *Genista scythica* Pacz., *Juncus tyraicus* Pacz., *Nonea pulchella* Pacz., *Papaver albiflorus* Pacz., *Ranunculus aconitifolius* var. *platanifolius* (L.) Pacz., *Stipa pennata* f. *sabulosa* Pacz., *S. lessingiana* subsp. *brauneri* Pacz.

В 1950 г. из основного гербария был выделен так называемый Пользовательный гербарий, в который было отобрано по одному гербарному листу каждого вида. При гербарии имеются инвентарные книги, начатые Пачоским, составившим в 1906 г. объяснительный каталог музея, в том числе и гербария (Пачоский, 1906). В инвентарной книге 1939 г. дан список видов растений гербария, в конце книги приводятся списки споровых растений. В инвентарных книгах 1947 г. (книги № 2, 3, 4) учтены все листы общего гербария, в книге № 1 1959—1979 гг. — листы Пользовательного гербария, в книге № 2 1979 г. — листы современных сборов.

Кроме гербария, имеется большая коллекция плодов и семян, которая состоит из 976 образцов, запаянных парафином в стеклянных пробирках (613 видов высших растений). Собраны они Пачоским в 1897—1919 гг. главным образом на территории бывших Херсонской, Таврической, Киевской, Подольской и Черниговской губерний.

В настоящее время гербарий хранится в фондах Херсонского краеведческого музея, в здании бывшего Естественно-исторического музея Херсонского губернского земства, в тех же самых деревянных гербарных шкафах из ясеня, которые были изготовлены по заказу Пачоского. Растения смонтированы на листах плотной бумаги размером 39×25—27 см, к которым они прикреплены наклеенными бумажными полосками. Каждый лист имеет этикетку размером 12.5×6.5 см, изготовленную типографским способом с надписями «Гербарий Херсонской флоры», «Гербарий Таврической флоры» и др. На каждом листе стоит штамп Гербария Херсонского Естественно-исторического музея, все листы пронумерованы и связаны в пачки, расположены по семействам. Названия растений даны на латинском языке, остальные сведения — на русском или польском.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарии Советского Союза. Справочник. Л.: Наука, 1975. 59 с. — *Пачоский И. К.* Обзор врагов сельского хозяйства Херсонской губернии и отчет губернского энтомолога за 1905 г. — Отчеты Херсонской земской управы. Херсон, 1905, с. 1—6. — *Пачоский И. К.* Объяснительный каталог Естественно-исторического музея Херсонского губернского земства. Херсон, 1906. 206 с. — *Пузанов И. И., Гольд Т. М.* Выдающийся натуралист И. К. Пачоский. М.: Наука, 1965. 85 с. — *Curriculum* vitae и списки работ почетных членов Общества сельского хозяйства южной России (рукопись). Херсонский областной государственный архив, кн. 2, 1917, с. 84—93.

Херсонский государственный
педагогический институт им. Н. К. Крупской,
Херсонский краеведческий музей.

Получено 29 XII 1984.

---

[2] Название таксонов даны так, как они приводятся И. К. Пачоским.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.842.2 (571.61/.64)

Р. И. Коркишко

НОВЫЙ ВИД РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*) ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

R. I. KORKISCHKO. A NEW SPECIES OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*) FROM PRIMORYE REGION

Приводятся описание, сведения о местонахождении нового для науки вида *Viola chassanica* (секция *Violidium* C. Koch) из Хасанского р-на Приморского края, дается характеристика фитоценоза, где он встречен.

Во время флористических исследований в Хасанском р-не (Приморский край) в июле 1982 и в июне 1983 гг. в верховьях р. Барабашевки (10 км северо-западнее с. Овчинникова) мы собрали растения из рода *Viola* L., видовую принадлежность которых из-за отсутствия генеративных экземпляров установить не удалось. Растения, собранные нами там же в мае и в верховьях ключа Известкового, правого притока р. Барабашевки, в августе 1984 г. позволили установить их близость с *V. keiskei* Miq., широко распространенным в КНДР и Японии (Ohwi, 1965). Однако собранные нами растения имели некоторые морфологические отличия от *V. keiskei*.

В декабре 1984 г. в гербарных фондах Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР были обнаружены образцы, идентичные нашим, собранные В. Л. Комаровым в Северной Корее на скалистых склонах в лесу у перевала Ундон-иен в районе г. Хучана в 1897 г. Комаров предположил, что это новый для науки вид и наметил его к описанию как *V. koreana* sp. nov. Однако затем, вероятно, из-за отсутствия достаточного материала и близкого сходства по форме листьев идентифицировал этот вид как *V. serpens* Wall., сомневаясь в правильности определения (Комаров, 1950), так как у собранных им экземпляров отсутствовали характерные для этого вида стелющиеся укореняющиеся побеги. Все это послужило основанием для выделения собранного нами растения в качестве нового для науки вида. Приводим его описание.

Viola chassanica Korkischko sp. nov. — Planta perennis, rosulans, sub anthesi 7—10 cm, fructificatione ad 14 cm alta. Rhizoma 12—20 cm longum, 2—3 mm crassum, verticale vel ascendens, radicibus tenuibus ramosissimis albidis ad 9.5 cm longis. Folia 2—4, raro 5, petiolis alatis glabris tempore florendi ad 10 cm, fructificandi autem ad 14 cm longis, lamina tempore florendi ad 3.8 cm longa, ad 3 cm lata, ovato-cordata, basi haud profunde (ad 6 mm) sinuata, apice sensim acutata, margine sinuato-dentata, tenui, utrinque ad nervos sparse pilosa, fructificatione ad 7.6 (8) cm longa, 5.5 (6) cm lata, basi profunde (ad 2—2.5 cm) sinuata, lobis basalibus haud conniventibus, ad nervos plerumque sparse pilosa vel subglabra, stipulis lanceolatis vel ovatis, 3—4 mm longis, acutis, glabris, margine remote fimbriatis. Flores albi, 17—19 (20) mm longi, pedicellis glabris foliis subaequilongis, bracteis lanceolatis 3—4 mm longis, supra medium pedicellorum sitis. Sepala glabra, fuscidula, paleaceo-marginata, appendicibus brevibus rotundatis 1 mm longis, inferiora 5—6 mm longa, 2.5—2.8 mm lata, ovata, apice subobtusata, acinaciformia, media 4—5 mm longa, 1.5—1.8 mm lata, lanceolata, apice acutata, superius 3—4 mm longum, 1.2—1.5 mm latum, lanceolatum. Petala elongato-obovata, superiora apice emarginata, lateralia imberbia, violaceo-unistriata, inferius naviculiformiter complicatum, striis 5—7 atro-violaceis percursum; calcar 3—4 mm longum, 3—4 mm latum, sacciforme, rectum, apice rotundatum. Stamina 5, 3.5 mm longa, antheris 2 mm longis, appendicibus 1.5 mm longis, duo inferiora basi nectariis singulis 2.8—3 mm longis, 1.8—2 mm latis praedita. Ovarium glabrum; stylus ad 2.5 mm longus, basi geniculatus, apice ad 0.8 mm in diam. Claviformiter dilatatus, ab utroque latere tuberculis duobus cinctus, rostello brevi oblique ascendente. Capsula glabra, trigona, fuscidula, 10—11 mm longa, 4.5—5 mm lata, rostello 2—2.5 mm longo, valvis dehiscens. Semina globosa, levia, brunnea. Floret Majo exeunte (fig.), fructibus maturis Junio medio.

Praeter flores chasmogamos cleistogami capsula 9—11 mm longa, 4—5 (6.5) mm lata, glabra, trigona, fusca praediti observantur.

Typus: Prov. Primorskensis, distr. Chassan, in fluxu superiore fl. Barabaschevka, 10 km boreali-occidentem a pago Ovczinnikovo, ad declive monticuli boreale, schistosum, quercetum unacum *Betula schmidtii* Regel et *Rhododendron mucronulatum* Turcz., raro, 20 VI 1984, R. I. Korkischko (VLA, isotypi — LE, MW, MN, NS).

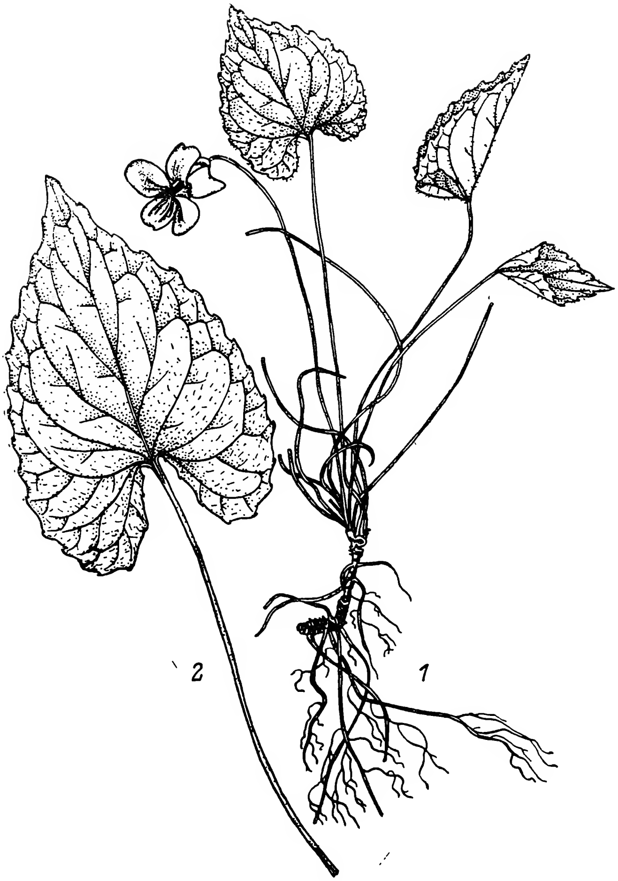
Affinitas. Species *V. keiskei* Miq. maxime affinis est, a qua foliis ovato-cordatis, basi profunde sinuatis, apice sensim acutatis (nec obtusis), bracteis brevioribus (3—4, nec 12 mm longis) necnon calcari breviore (3—4, nec 5—6 mm longo) differt.

Distributio. Distr. Chassan (prov. Primorskensis); Respublica Democratica Popularis Corea.

Многолетнее розеточное растение 7—10 см выс. в период цветения, при плодах — до 14 см. Корневище 12—20 см дл., 2—3 мм толщ., вертикальное или восходящее, с тонкими сильно ветвящимися беловатыми корнями до 9.5 см дл. Листьев 2—4, редко 5; черешки окрыленные, голые, у цветущих экземпляров до 10, у плодоносящих — до 14 см дл. Листовая пластинка у цветущих экземпляров до 3.8 см дл., до 3 см шир., яйцевидно-сердцевидная, с неглубокой (до 6 мм) выемкой при основании и постепенно заостренной верхушкой, по краям выемчато-зубчатая, тонкая, с обеих сторон по жилкам редковолосистая; у плодоносящих экземпляров листовая пластинка до 7.6 (8) см дл., 5.5 (6) см шир., с глубокой (до 2—2.5 см) выемкой при основании и несоприкасающимися базальными лопастями, большей частью по жилкам рассеянно-волосистая или почти голая. Прилистники ланцетные или яйцевидные, 3—4 мм дл., острые, голые, по краю расставленно бахромчатые. Цветки белые, 17—19 (20) мм дл., на голых цветоножках, по длине почти равных листьям; прицветники ланцетные, 3—4 мм дл., расположены выше середины цветоножек. Чашелистики голые, буроватые, пленчато окаймленные, с короткими округлыми придатками 1 мм дл.; нижние — 5—6 мм дл., 2.5—2.8 мм шир., яйцевидные, слегка притупленные на верхушке, саблевидно изогнутые; средние — 4—5 мм дл., 1.5—1.8 мм шир., ланцетные, заостренные на верхушке; верхний 3—4 мм дл., 1.2—1.5 мм шир., ланцетный. Лепестки удлиненно-обратнояйцевидные; верхние на верхушке выемчатые; боковые без бородок, с одной фиолетовой полоской; нижний лодочковидно-сложенный, с 5—7 темно-фиолетовыми полосками; шпорец 3—4 мм дл., 3—4 мм шир., мешковидный, прямой, на конце закругленный. Тычинок 5, 3.5 мм дл. (пыльники 2 мм дл., с придатками 1.5 мм дл.), у основания двух нижних тычинок по одному нектарнику 2.8—3 мм дл., 1.8—2 мм шир. Завязь голая; столбик до 2.5 мм дл., при основании коленчато-изогнутый, на верхушке с гвоздевидным расширением 0.8 мм в диам., с двух сторон окаймленный бугорчатыми образованиями, с коротким косо вверх направленным клювиком. Коробочка голая, трехгранная, буроватая, 10—11 мм дл., 4.5—5 мм шир., с носиком 2—2.5 мм дл., вскрывающаяся по створкам. Семена округлые, гладкие, коричневые. Цветет во второй половине мая (см. рисунок), плоды созревают в середине июня.

Помимо хазмогамных, имеются клейстогамные цветки. Коробочка из клейстогамного цветка 9—11 мм дл., 4—5 (6.5) мм шир., голая, трехгранная, бурая.

Тип: Приморский край, Хасанский р-н, верховья р. Барабашевки, 10 км северо-западнее с. Овчинникова, северный щебнистый склон сопки, дубняк с *Betula schmidtii* Regel и *Rhododendron mucronulatum* Turcz., редко, 20 VI 1984, Р. И. Коркишко (VLA, изотипы — LE, MW, MN, NS).



Viola chassanica.

1 — общий вид растения, *2* — лист в период плодоношения.

Паратипы: Приморский край, Хасанский р-н, верховья р. Барабашевки, 10 км северо-западнее с. Овчинникова, северный щебнистый склон, дубняк с *Betula schmidtii* и *Rhododendron mucronulatum*, 20 VII 1982, Р. И. Коркишко; там же, 1 VI 1983, она же; верхнее течение р. Барабашевки, верховья ключа Известкового, 9 км западнее пос. Барабаш, северный склон, дубняк с *Betula schmidtii*, *Tilia amurensis* Rupr., *Rhododendron mucronulatum*, 23 VIII 1984, она же.

Родство. Наиболее близок к *V. keiskei* Miq., от которого отличается яйцевидно-сердцевидными, с глубокой выемкой при основании и постепенно заостренной (а не тупой) верхушкой листьями, менее длинными прицветниками (3—4, а не 12 мм дл.), а также более коротким шпорцем (3—4, а не 5—6 мм дл.).

Распространение. Хасанский р-н Приморского края; КНДР.

Приводим характеристику фитоценоза, в котором данный вид обитает.

В «locus classicus» фиалка хасанская растет в дубняке с *Betula schmidtii* и *Rhododendron mucronulatum* (описание № 82, 20 VII 1982). Первый ярус слагают *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Betula schmidtii*. Высота деревьев 5—7 м, сомкнутость крон 0.3—0.4. Во втором ярусе присутствуют *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Tilia amurensis*, *Acer mono* Maxim. В подлеске встречаются *Corylus mandshurica* Maxim., sol; *Spiraea ussuriensis* Pojark., sol; *Rhododendron mucronulatum*, sp; *Lonicera praeflorens* Batal., sol. Сомкнутость крон не более 0.1, высота кустарников — 1—1.5 м. Лианы представлены следующими видами: *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Vitis amurensis* Rupr., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. Травяной ярус разрежен, покрытие 60—70 %, видовой состав: *Athyrium rubripes* (Kom.) Kom., sol; *Adiantum pedatum* L., sp/gr; *Carex siderosticta* Hance, sp; *Asarum sieboldii* Miq., sol; *Vicia unijuga* A. Br., sol;

Viola orientalis (Maxim.) W. Beck., sol; *V. chassanica*, sol; *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo, sol; *Artemisia keiskeana* Miq., sp.

В верховьях ключа Известкового *Viola chassanica* отмечена в аналогичном растительном сообществе. Однако из кустарников здесь преобладает *Corylus mandshurica*, sp. В травостое, кроме отмеченных выше видов, обычны *Carex ussuriensis* Kom., sp; *Aegopodium alpestre* Ledeb., sol; *Halosciastrum melanotilingia* (Boissieu) M. Pimen. et V. Tichomirov, sol; *Solidago decurrens* Lour., sol.

Как правило, отдельные экземпляры *Viola chassanica* встречаются на значительном расстоянии друг от друга.

Автор благодарит С. С. Харкевича, Т. А. Безделеву, В. Н. Ворошилова за помощь в подготовке статьи, а также Н. Н. Качура — за выполнение рисунка растения.

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Избр. соч., т. 5, ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 814 с. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smith. Inst. 1965. 1076 p.

Заповедник «Кедровая падь»
БПИ ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Поступило 26 III 1985.

УДК 582.542.1

Бот. журн., т. 71, №11

М. Г. Калениченко

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *KOELERIA* (*POACEAE*) ИЗ РОДСТВА *KOELERIA CRISTATA*

M. G. KALENICHENKO. NEW SPECIES OF *KOELERIA* (*POACEAE*) FROM THE ALLIANCE *KOELERIA CRISTATA*

Приводятся описания новых для науки видов подсекции *Caespitosae verae* рода *Koeleria* с территории Украины. Дается их сравнительная характеристика с *Koeleria cristata*.

В связи с критическим пересмотром видов рода *Koeleria* Pers. флоры Украины было проведено комплексное биосистематическое изучение наиболее полиморфного вида — *K. cristata* (L.) Pers. О полиморфизме этого вида с широким ареалом имеются указания в многочисленных работах (Domin, 1907; Пачоский, 1914; Каленіченко, 1972; Прокудин, Калениченко, 1973, и др.)

Изучение показало, что материал по этому виду с территории Украины и Молдавии можно разделить на 3 группы, различающиеся между собой по морфологическим, анатомическим и антэкологическим признакам (Калениченко, 1979) Наблюдаются различия и в числе хромосом.

Одна из выделенных групп широко представлена в степных группировках равнинной части Украины и может рассматриваться как *K. cristata* s. str. Относимые к ней образцы характеризуются следующими основными признаками. Растение образует плотные дерновины. Стебли 35—75 см выс., под узлами всегда опушенные; пластинки листьев вегетативных побегов 8—25 см дл., 0.5—1.5 мм шир., с обеих сторон опушенные. Метелки 5—12 см дл., в период цветения почти цилиндрические; влагалища нижних листьев опушенные. Колоски 2—3-цветковые, 4—5 мм дл., нижние цветковые чешуи 3—4.5 мм дл., длиннозаостренные, шероховатые или волосистые. Зерновки 1.7—2.5 мм дл., 0.5—0.75 мм шир. Цветет в V—VI.

Две группы характеризуются другими комплексами отличительных признаков, имеют вполне определенные ареалы и описываются ниже в качестве новых видов.

Koeleria taurica M. Kalen. sp. nov. — Planta perennis, griseolo-viridis, plus minusve violaceo colorata, caespites compactos vel laxiuculos, 1—5 (7.5) cm in diam. formans. Caules 10—35 cm alt. Ligula 0.5 mm lg. Folia innovationum rigidula, sat brevia, 2—8 cm lg., 1—1.5 mm lt., caulina 2.5—5.2 cm lg., 1.5—2.5 mm lt. Panicula 3.5—6.5 cm lg., elongato-conica. Spiculae 3.5—5 mm lg., 2—3-florae. Glumae acutae, glabrae, secus carinam scabrae; gluma inferior 2—3 mm lg., uninervis, superior 3—3.8 mm lg., trinervis; lemmata 3—4 mm lg., longe acuminata, scabra; paleae 2.8—3.8 mm lg. Caryopsis atro-brunnea, 1.9—2.8 mm lg., 0.5 mm crassa. Floret V—VI.

Typus: Tauria, Babugan-Jailae declivitas boreali-occidentalis in viciniis castelli Alabacz, 17 VI 1963, M. Kaleniczenko (Herbarium Universitatis Charkoviensis).

Affinitas. A specie proxima *K. cristata* (L.) Pers. caulibus humilioribis (10—35, non 35—75 cm altis), innovationum foliis brevioribus rigidioribus strictis, inflorescentia et plantae partibus aliis plus minusve violaceo coloratis, paniculae forma elongato-conica (non cylindrica), florescentia praesertim matutina (non nocturna) differt.

Серовато-зеленое, но более или менее фиолетовоокрашенное многолетнее растение, образующее плотные или рыхловатые дерновины 1—5 (7.5) см в диам. Стебли 10—35 см выс. Язычок 0.5 мм дл. Листья вегетативных побегов жестковатые, довольно короткие, 2—8 см дл. и 1—1.5 мм шир., стеблевые 2.5—5.2 см дл., 1.5—2.5 мм шир. Метелки 3.5—6.5 см дл., удлиненно-конические. Колоски 3.5—5 мм дл., 2—3-цветковые. Колосковые чешуи острые, голые, по килю шероховатые, нижняя — 2—3 мм дл., с одной жилкой, верхняя— 3—3.8 мм дл., с 3 жилками; нижние цветковые чешуи 3—4 мм дл., длиннозаостренные, шероховатые; верхние цветковые чешуи 2.8—3.8 мм дл. Зерновки темно-коричневые, 1.9—2.8 мм дл., 0.5 мм шир. Цветет V—VI.

Тип: Крым, сев.-зап. склон Бабуган-яйлы в окр. кордона Алабач, 17 VI 1963, М. Калениченко (Гербарий Харьковского университета).

Родство. От наиболее близкого вида *K. cristata* (L.) Pers. отличается менее высокими стеблями (10—35, а не 35—75 см выс.), более короткими, жесткими и торчащими листьями вегетативных побегов, более или менее фиолетовоокрашенными соцветиями и другими частями растения, удлиненно-конической (а не цилиндрической) формой метелки, преимущественно утренним цветением (*K. cristata* — ночной злак).

Произрастает на крымских яйлах. За пределами Крыма неизвестен.

Kceleria calarashica H. Kalen. sp. nov. — Planta perennis, alta, laete viridis, caespites compactos 2.5—4.5 cm in diam. formans. Caules crassi, recti, 65—125 cm alt. Foliorum caulinorum ligula 1—1.5 mm lg. Foliorum inferiorum vaginae dense et longe pilosae. Laminae foliorum inferiorum convolutae, 13—19 cm lg., plus minusve pilosa, foliorum caulinorum obtusiusculae, 4—5 cm lg. 1.5—3 mm lt. Paniculae 7—18 cm lg., apice nutantes, splendentes. Spiculae 4.8—6.9 mm lg., biflorae. Glumae acutae, secus carinam scabrae, inferior 3—4 mm lg., uninervis, superior 3.5—5.5 mm lg., trinervia. Lemmata 3.5—5 mm lg., scabra vel sparse pilosa; palea 3—4.5 mm lg. Caryopsis laete brunnea vel brunnea, 2.6—3 mm lg., 0.5—0.7 mm crassa. Floret V—VI.

Typus: Moldavia, distr. Kalarash, codry ad viam in locis apertis, 13 VI 1955, Ju. Prokudin, M. Kaleniczenko (Herbarium Universitatis Charkowiensis).

Affinitas. A specie proxima *K. cristata* (L.) Pers. caulibus altioribus (65—125, non 35—75 cm altis), vaginarum pubescentia densiore et longiore, spiculis majoribus (4.8—6.9, non 4—5 mm lg.), alia proportione cellularum motoriarum et epidermalium dimensionum in foliis innovationum (2 : 1, non 3 : 1), anthesi matutina (non nocturna) differt.

Высокое светло-зеленое многолетнее растение, образующее плотные дерновины 2.5—4.5 см в диам. Стебли толстые, прямые, 65—125 см выс. Язычок стеблевых листьев 1—1.5 мм дл. Влагалища нижних листьев густо- и длинноволосистые. Пластинки нижних листьев вдоль свернутые, 13—19 см дл., б. м. волосистые, стеблевых листьев — туповатые, 4—5 см дл., 1.5—3 мм шир. Метелки 7—18 см дл., с поникающей верхушкой, блестящие. Колоски 4.8—6.9 мм дл., двухцветковые. Колосковые чешуи острые, по килю шероховатые, нижняя —

3—4 мм дл., с одной жилкой, верхняя — 3.5—5.5 мм дл., с 3 жилками; нижние цветковые чешуи 3.5—5 мм дл., шероховатые или редковолосистые; верхние цветковые чешуи 3—4.5 мм дл. Зерновки светло-коричневые или коричневые, 2.6—3 мм дл., 0.5—0.7 мм шир. Цветет V—VI.

Тип: Молдавская ССР, Каларашский р-н, кодры у дороги на открытом месте, 13 VI 1955, Ю. Прокудин, М. Калениченко (Гербарий Харьковского университета).

Родство. От близкого вида *K. cristata* (L.) Pers. отличается более высокими стеблями (65—125, а не 35—75 см выс.), более густым и длинным опушением влагалищ, более крупными (4.8—6.9, а не 4—5 мм дл.) колосками, тетраплоидным набором хромосом (2n=28, а не 14), иным соотношением размеров моторных и эпидермальных клеток в листьях вегетативных побегов (2 : 1, а не 3 : 1), утренним (а не ночным) цветением.

Произрастает на степных глинистых склонах Молдавских кодр. За пределами МССР неизвестен.

ЛИТЕРАТУРА

Каленіченко М. Г. Про строки та добові ритми цвітіння кипцю стрункого (*K. gracilis* Pers.). — Вісн. Харк. ун-ту, 1971, № 69, Біологія, вип. 3, с. 16—20. — *Каленіченко М. Г.* Про внутрішній поліморфізм двох видів кипцю (*Koeleria* Pers.) української флори. — В кн.: V з'їзд Українського ботанічного товариства, Ужгород, 1972, с. 18. — *Калениченко М. Г.* Об украинских тонконогах из группы *Koeleria cristata* s. lat. — Вестн. Харьк. ун-та, 1979, № 189, с. 44—49. — *Пачоский И.* Род *Koeleria* Pers. — В кн.: Херсонская флора. Т. 1, Херсон, 1914, с. 167—175. — *Прокудин Ю. Н.*, *Калениченко М. Г.* Полиморфизм и суточная ритмика цветения некоторых видов *Koeleria* Pers. — В кн.: Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, 1973, с. 153—154. — *Domin K.* Monographie der Gattung Koeleria. (Bibliotheca botanica, Hf 65). Stuttgart, 1907. 335 S.

Харьковский государственный университет. Получено 11 XII 1984.

УДК 582.594.2

Бот. журн., т. 71, № 1

Л. В. Аверьянов

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РОДЕ *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*)

L. V. AVERYANOV. TAXONOMICAL AND NOMENCLATURAL CHANGES IN THE GENUS *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*)

Приведены 23 новые биномиальные комбинации для видов и гибридов в роде *Dactylorhiza*, а также гибридов видов рода *Dactylorhiza* с видами близких родов орхидных. 3 межвидовых гибрида описываются впервые.

В связи с окончанием монографической обработки рода *Dactylorhiza* Nevski в мировом масштабе приводим новые биномиальные комбинации и описания двух гибридов.

1. **Dactylorhiza hebridensis (Wilmott) Aver. comb. nov.** — *Orchis hebridensis* Wilmott, 1939, Journ. Bot. (London) 77 : 192.

2. **D. vestita (Lagasca et Rodriguez) Aver. comb. nov.** — *Orchis vestita* Lagasca et Rodriguez, 1803, Anal. Cienc. Natur. 6 : 142.

3. *D. ×baicalica* Aver. hybr. nov. (*D. cruenta* (O. F. Muell.) Soó×*D. salina* (Lindl) Soó). — Planta hybrida inter species *D. cruenta* et *D. salina* intermedia est. Caulis erectus, 15—20 cm alt. Folia in numero 3—4, ovata vel late lanceolata, suberecta, maculata. Labellum integrum, rhomboideum. Calcar 7—8 mm lg., cylindricum, paulo curvatum.

Typus: «Prope lac. Baical, insula B. Uschkani, in pratulo ad ripam lac. Baical, 7 VII 1914, N 738, V. Sukatschev» (LE).

4. **D.×hochreutineriana (Hellmayr) Aver. comb. nov.** — *Orchis hochreutineriana* Hellmayr, 1943, Boissiera, 7 : 387.

5. *D.*×*ishorica* Aver. hybr. nov. (*D. incarnata* (L.) Soó×*D. baltica* (Klinge) Orlova). — Planta hybrida inter species *D. incarnata* et *D. baltica* intermedia est. Caulis suberectus, 45—50 cm alt. Folia in numero 5—6, suberecta, medio latissima, maculata, apice acutiuscula. Labellum obscure trilobum vel trilobum, lobis aequalibus latis obtusis, roseum, maculis et striis purpureis. Inflorescentia breviter cylindrica. 2n=60.

Typus: «Prope urb. Leningrad, in viciniis pag. Gladino, fontis fluminis Schingarkae, palus equiseto-carecosa, 30 VI 1980, N 448, L. Averyanov L» (LE).

6. **D. ×pardalina (Pugsley) Aver. comb. nov.** — *Orchis pardalina* Pugsley, 1935, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 49, 332 : 583.

7. *D.*×*robertsii* Aver. hybr. nov. — Descriptio: Roberts, 1962, Proc. Bot. Soc. London, 4, 4 : 418 (typus: «Cors Erddreiniog, Anglesey, 1957»).

8. **×Dactylodenia comigera (Reichenb.) Aver. comb. nov.** — *Gymnadenia comigera* Reichenb. 1830, Fl. Germ. Excurs.: 121.

9. **×D. evansii (Druce ex T. Stephenson et T. A. Stephenson) Aver. comb. nov.** — *Orchigymnadenia evansii* Druce ex T. Stephenson et T. A. Stephenson, 1922, Journ. Bot. (London) 60 : 35.

10. **×D. fuchsii (G. Keller et Soó) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia fuchsii* G. Keller et Soó, 1935, Monogr. Icon Orch. Europ. Mittelmeer. 2 : 283.

11. **×D. gracilis (A. Camus) Aver. comb. nov.** — *Orchigymnadenia heinzeliana* (Reichardt) E. G. Camus var. *gracilis* A. Camus, 1921, in E. G. Camus et A. Camus, Icon. Orch. Europ. (expl. pl.) : 4.

12. **×D. heinzeliana (Reichardt) Aver. comb. nov.** — *Orchis heinzeliana* Reichardt, 1876, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 26 : 464.

13. **×D. jeanjeanii (G. Keller) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia jeanjeanii* G. Keller, 1935, in G. Keller et Soó, l. c. : 285.

14. **×D. klingeana (Aschers. et Graebn.) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia klingeana* Aschers. et Graebn. 1907, Syn. Mitteleurop. Fl. 3 : 851.

15. **×D. souppensis (E. G. Camus) Aver. comb. nov.** — *Gymnadenia souppensis* E. G. Camus, 1891, Bull. Soc. Bot. France, 38 : 167.

16. **×D. st. quintinii (Godfery) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia* st. *quintinii* Godfery, 1933, Monogr. Icon. Brit. Orch. : 145.

17. **×D. varia (T. Stephenson et T. A. Stephenson) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia varia* T. Stephenson et T. A. Stephenson, 1922, Journ. Bot. (London) 60 : 34.

18. **×D. vollmannii (Schulze) Aver. comb. nov.** — ×*Orchigymnadenia vollmannii* Schulze, 1907, in Aschers. et Graebn., l. c. : 850.

19. **×D. wintonii (Druce) Aver. comb. nov.** — *Habenaria wintonii* Druce, 1911, Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isl. : 33.

20. **×Dactyleucorchis albucina (Ciferri et Giacomini) Aver. comb. nov.** — ×*Leucororchis albucina* Ciferri et Giacomini, 1950, Nomencl. Fl. Ital. 1 : 170.

21. **×Rhizantera thilensis (G. Keller et Jeanjean) Aver. comb. nov.** — ×*Orchiplatanthera thilensis* G. Keller et Jeanjean, 1937, At. Soc. Linn. Bordeaux, 89 : 41.

22. **×Orchidactyla aquitaniensis (G. Keller et Jeanjean) Aver. comb. nov.** — *Orchis*×*aquitaniensis* G. Keller et Jeanjean, 1937, l. c. : 41.

23. **×O. kabyliensis (G. Keller) Aver. comb. nov.** — *Orchis kabyliensis* G. Keller, 1933, in G. Keller et Schlechter, Monogr. Icon. Orch. Europ. Mittelmeer. 2,6—7 : 260.

24. **×O. lamarquei (G. Keller et Jeanjean) Aver. comb. nov.** — *Orchis lamarquei* G. Keller et Jeanjean, 1933, in G. Keller et Schlechter, l. c. : 260.

25. **×O. masteineri (Ciferri et Giacomini) Aver. comb. nov.** — *Orchis masteineri* Ciferri et Giacomini, 1950, l.c. : 164.

26. **×O. romanallens (Ciferri et Giacomini) Aver. comb. nov.** — *Orchis* ×*romanallens* Ciferri et Giacomini, 1950, l. c. : 164.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 III 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33 (47+57)

А. Л. Жукова

APOTREUBIA NANA В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ

A. L. ZHUKOVA. *APOTREUBIA NANA* IN THE SOVIET UNION

Впервые в Советском Союзе найден редкий печеночный мох *Apotreubia nana*. До сих пор известны только одноразовые сборы этого вида в Северной Америке (Британская Колумбия), Индии и на о. Тайвань; дважды он найден в Японии. Горы Путорана в СССР — самое северное местообитание вида.

В ходе изучения растительности в окрестностях стационара «Путорана» (север Средне-Сибирского плоскогорья) был собран очень редкий печеночный мох *Apotreubia nana* Hatt. et Inoue.

A. nana относится к сем. *Treubiaceae*, наиболее изолированному в порядке *Metzgeriales* и состоящему из одного рода, представители которого являются промежуточными между слоевищными и облиственными формами.

Вид под названием *Treubia nana* был описан японскими учеными S. Hattori и H. Inoue (1954), затем вышло несколько работ этих авторов по детальному изучению морфологии вида, его систематического положения и распространения (Inoue, Hattori, 1954; Inoue, 1960; Hattori e. a., 1966). Подробная характеристика всего сем. *Treubiaceae* представлена R. M. Schuster и G. A. M. Scott (1969). Наиболее характерные и уникальные черты этого семейства — наличие крупного масляного тела, занимающего почти всю полость клетки (большое количество таких масляных клеток в тканях растения придает им своеобразный «пунктирный» вид), и спинных чешуй, тесно связанных с боковыми лопастями.

В работе «Систематическое положение. . .» авторы (Hattori e. a., 1966) предложили выделить *T. nana* в самостоятельный род *Apotreubia*. Schuster и Scott (1969) полагают, что родовое выделение *Apotreubia* нецелесообразно, так как вид по основным признакам идентичен другим, помещенным в род *Treubia* и отличается от них лишь мелкими размерами и характером ветвления, и рассматривают два подрода: подрод *Apotreubia* с псевдодихотомическим, терминальным ветвлением (растения обитают в субальпийских бореальных районах, имеют 1—3 см дл. и 3—5 мм шир.) и подрод *Treubia* с латерально-интеркалярным ветвлением (растения тропических и антарктических регионов, достигающие 15 см дл. и 8—25 мм шир.).

Впервые этот редкий вид был описан из горных мест центральной Японии (36° с. ш. и 139° в. д.), где он произрастал на скалах, покрытых гумусом, на гниющей древесине и на почве в хвойном лесу на высоте около 2000 м над ур. м., в смеси или на поверхности куртинок *Hylocomium splendens*, *Mnium* sp., *Pleurozium schreberi*, *Lepidozia filamentosa*, *Blepharostoma trichophyllum* и других бриофитов (Hattori Inoue, 1954). В 1959 г. вид был найден W. Kitagawa в горах северной Японии (39° с. ш. и 141°20′ в. д.), в лесу на высоте 1800 м над ур. м. в ассоциации с *Sphagnum* sp., *Dicranum* sp., *Rhytidiadelphus calvescens*, *Scapania bolanderi*, *Calypogeia neesiana*, *Lepidozia filamentosa* (Kitagawa, 1959). Третья находка отмечена в Британской Колумбии, на островах королевы Шарлотты (53° с. ш. и 85° в. д.), в хвойном лесу, на уровне моря, среди *Bazzania trilobata*, *Mylia taylori*, *Herbertus aduncus*, *Scapania bolanderi*, *Macrodiplophyllum plicatum*, *Microlepidozia makinoana*, *Dicranum scoparium*,

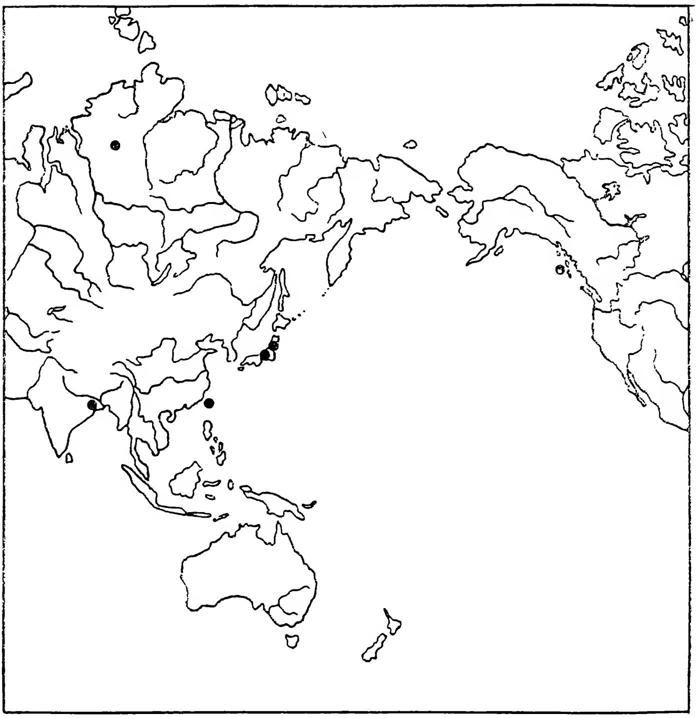


Рис. 1. Распространение *Apotreubia nana.*

Mnium glabrescens (Schofield, 1962). Затем вид был собран в Индии: Западный Бенгал, на высоте 11 600—11 900 фут., в рододендроновом лесу, на влажных тенистых скалах, покрытых гумусом, в смеси или на поверхности куртинок из *Mnium punctatum*, *Plagiothecium neckeroideum*, *Scapania ferruginea* (Hattori e. a., 1966). Четвертая находка — на о. Тайвань, хр. Тайпин-шань, в пихтовом лесу на высоте 2200 м над ур. м. (Inoue, 1967). Последняя находка — в СССР, в горах Путорана (69° с. ш. и 91° в. д.) на высоте 50 м над ур. м. (рис. 1). Здесь вид был собран автором дважды, на западном берегу оз. Капчук, на каменистом склоне горы, покрытом зарослями ольхи и лиственницы. Первый раз *Apotreubia nana* найдена 27 VII 1978 в сфагновой куртинке в незначительном количестве (около 10 стеблей), среди массы других печеночников: *Blepharostoma trichophyllum*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinquedentata*, *Solenostoma pumilum*, *Lophozia wenzelii*, *Cephalozia pleniceps*, *Riccardia pinguis*. Растения имели антеридии. Второй раз — 10 VII 1984, приблизительно в том же месте, крупные стебли среди куртинки сфагнума, росшей на сильно разложившейся гнилушке, совместно с *Mylia anomala*, *Lophozia wenzelii*. Растения стерильные. Всего собрано более 60 стеблей. Тщательный осмотр ближайших микроэкотопов и сходных местообитаний не дал положительных результатов, больше печеночник не был встречен. Это еще раз подтверждает мнение японских авторов, что вид очень редок и, вероятно, чрезвычайно избирателен в своих местообитаниях.

В целом растения с оз. Капчук соответствуют литературному описанию *Apotreubia nana*, хотя некоторые отклонения все же наблюдаются (величина побегов, размеры антеридиев, спинных чешуй и т. д.).Найденные нами растения имеют следующие морфологические признаки (рис. 2). Побеги сбора 1978 г. — 10—15 (25) мм длины, а сбора 1984 г. — (20) 22—33 (40) мм, ширина в обоих случаях достигала 3—4 мм. Стебли простые или нередко дихотомически разветвленные, иногда дважды, несколько сплющенные дорсивентрально, мясистые, на $^2/_3$ длины интенсивно зеленого цвета с многочисленными точками масляных тел, нижняя часть побега обычно сухая, окрашенная в бурый цвет.

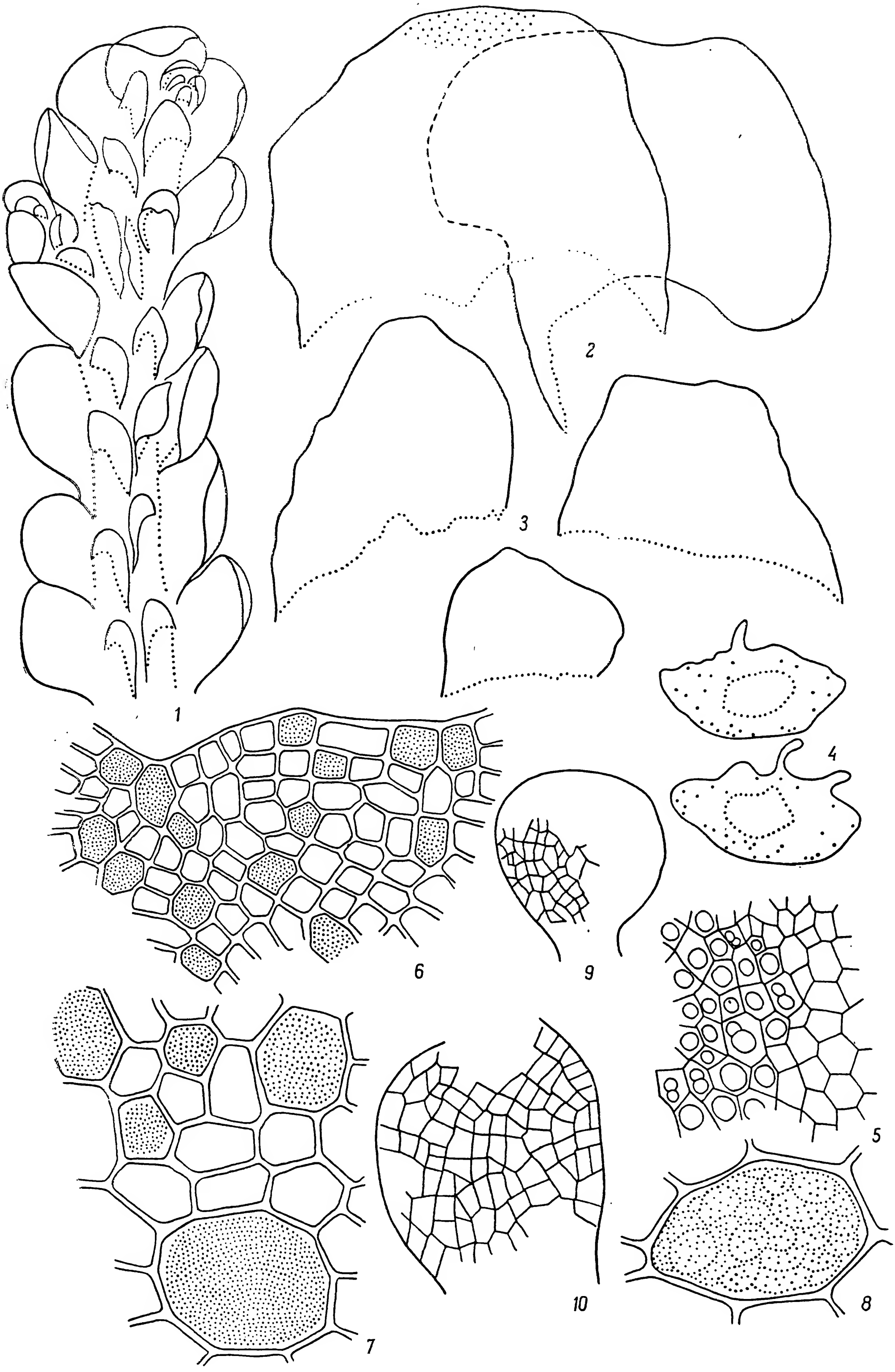


Рис. 2. *Apotreubia nana* Hatt. et Inoue.

1 — общий вид растения, ×5; *2* — боковые лопасти-листья (точками показана плотность масляных клеток на поверхности листа), ×21; *3* — спинные лопасти-чешуи, ×21; *4* — поперечный срез стебля, ×27; *5* — клетки поперечного среза стебля, ×200; *6* — клетки края листа, ×200; *7* — клетки середины листа, ×400; *8* — клетка с масляным телом, ×630; *9*, *10* — антеридии, ×140.

Ризоиды длинные, многочисленные, но очень тонкие и бесцветные и плохо заметные в слое слизи, выделяемой брюшной поверхностью. На поперечном срезе хорошо просматривается центральная часть, имеющая более интенсивную зеленую окраску. Клетки этой части стебля немного мельче или почти такие же по величине, как периферические, содержат внутри хлорофилловые зерна и бесцветные круглые масляные тела: по одному крупному или несколько мелких. Периферические клетки стебля тонкостенные, бесцветные, 25—32 (37)×40—42 (50) мкм, среди них разбросаны бурые масляные клетки, особенно многочисленные в брюшной части. Боковые лопасти побега крупные, широкояйцевидные с округлыми вершинами; спинные чешуи разной величины, некоторые достигают значительных размеров, у основания часто длиннонисбегающие, косо или поперечно прикрепленные, с округло-треугольными вершинами. Вегетативные клетки в боковых лопастях и спинных чешуях тонкостенные без угловых утолщений, заполнены хлорофиллом, 22—40×25—47 мкм; масляные клетки немного крупнее, 30—40×30—50 мкм, содержат одно крупное округлое темно-бурое масляное тело, занимающее всю полость клетки. При большом увеличении оно выглядит состоящим из отдельных гранул. Величина масляных тел 22—42 мкм, единично встречаются тела до 77 мкм. Количество масляных клеток на поверхности лопастей значительно, но не более 22—25 % от общего числа клеток. Антеридии в большом количестве сидят в пазухах спинных чешуй и на стебле у вершины побега, круглые, светло-зеленые, 150—170 мкм в диам. 2—3 растения были, по-видимому, с зачатками архегониев, расположенных вдоль центральной оси стебля, но сделать рисунки с них не удалось.

Apotreubia nana, вероятно, является азиатско-североамериканским видом с чрезвычайно прерывистым распространением. Нахождение его в горах Путорана пока самое северное и не исключена возможность находки его и в других районах СССР.

Я благодарю К. И. Ладыженскую за ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Hattori S., *Inoue H.* On the new liverworth of fam. *Treubiaceae*. — J. Hatt. Bot. Lab., 1954, N 11, p. 99—102. — *Hattori S.*, *Scharp I.*, *Mizutani M.*, *Iwatsuki Z.* The systematic position and distribution of *Treubia nana*. — Bryologist, 1966, vol. 69, N 4, p. 488—492. — *Inoue H.* Studies in *Treubia nana* with special reference to the anteridial development. — Bot. Mag. Tokyo, 1960, vol. 73, p. 225—230. — *Inoue H. Apotreubia nana* from Taiwan with reference to the chromosome number. — Bul. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 1967, vol. 10, N 3, p. 365—367. — *Inoue H.*, *Hattori S.* On the oil-bodies of *Treubia nana*. — J. Hatt. Bot. Lab., 1954, N 12, p. 116. — *Kitagawa W.* Occurrence of *Treubia nana* on Mt. Hayachine. — Acta Phytotax. et Geobot., 1959, vol. 18, p. 38. — *Schofield W. B. Treubia nana* in North America. — Bryologist, 1962, vol. 65, N 4, p. 277—279. — *Schuster R. M.*, *Scott G. A. M.* A study of the family *Treubiaceae* (*Hepaticae*, *Metzgeriales*). — J. Hatt. Bot. Lab., 1969, N 32, p. 219—268.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 XII 1984.

УДК 581.9 (470.333)

Бот. журн., т. 71, № 1

П. З. Босек

О НОВЫХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

P. Z. BOSSEK. ON NEW AND RARE PLANTS OF THE BRYANSK REGION

По материалам продолжавшихся флористических исследований в Брянской обл. 1982—1984 гг. приводится список новых заносных (адвентивных) растений и указываются новые местонахождения некоторых аборигенных видов флоры Брянской обл.

В первой обобщающей сводке по флоре Брянской обл. (Босек, 1975) были приведены 1496 видов произрастающих здесь растений. С тех пор до конца 1984 г. в журнальных статьях публиковались сообщения еще о 289 видах растений Брянской обл., в том числе о 117 видах, отсутствующих в названной сводке (Алексеев и др., 1975; Алексеев, Макаров, 1977, 1981; Булохов и др., 1975, 1981; Босек, 1977, 1979, 1980, 1981, 1983; Скворцов и др., 1982; Скворцов, 1982; Никончук, Шкред, 1984; Тихомиров, Харитонцев, 1984). Весьма показательно, что среди вновь обнаруженных в области растений выявлены многие редкие виды, важные с точки зрения генезиса региональной флоры и фитогеографии самих таксонов — *Armeria vulgaris* Willd., *Carex umbrosa* Host, *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Clematis recta* L., *Daphne cneorum* L., *Equisetum telmateia* Ehrh., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Vicia dumetorum* L.[1] и др.

Но и сейчас, когда общее число документально подтвержденных видов флоры Брянской обл. достигло 1613, каждый год на ее территории обнаруживаются новые адвентивные растения и при детальных флористических обследованиях отдельных районов выявляются новые, ранее не отмеченные аборигенные виды.

Адвентивные виды

1. *Ambrosia artemisiaefolia* L. — Адвентивный эпекофит. Карантинный сорняк родом из Северной Америки. Несмотря на тщательные поиски, ни в одном из районов области до 1982 г. амброзия полынолистная обнаружена не была. Осенью 1982 г., после очень дождливого лета, этот вид был найден на ж.-д. путях в Почепе, Карачеве, Унече и Выгоничах. На Набережной площади г. Брянска среди декоративных посадок 21 VIII 1982 были обнаружены 4 экземпляра хорошо развитых цветущих растений, а в части корзинок одного из них уже были зрелые семянки. Мнение работников областной карантинной инспекции, что амброзия полынолистная в области обсеменяться не может, по-видимому, ошибочно.

2. *Acroptilon repens* (L.) DC. (=*A. picris* (Pall.) Fisch. et Mey.). — Ядовитое растение, карантинный сорняк, имеющий широкое распространение в США, Австралии, Китае, Афганистане, Иране, Сирии, Турции. До недавнего времени в СССР был известен на солончаковых почвах юго-восточных областей и в некоторых местах лесостепной полосы. Проявляет способность к активному расселению в северо-западные районы СССР и уже отмечался в Белоруссии, Тульской, Калужской областях и других местах. 12 VIII 1983 на площади около 1 м^2 найдена группа вегетирующих особей горчака розового на ж.-д. путях ст. Батагово Брянского р-на.

3. *Brassica juncea* (L.) Czern. — Вид азиатского происхождения. На Украине, Северном Кавказе, в Средней Азии, Белоруссии и других районах используется как масличная культура. Распространенный по области эпекофит, особенно часто встречается в Карачевском и Навлинском районах. Растет по насыпям железных дорог, вблизи жилья и очень редко — как сорняк в посевах.

---

[1] Названия растений приводятся по книге С. К. Черепанова (1981).

4. *Chenopodium schraderianum* Schult. — Очень пахучее растение, родом из Африки, местами употребляющееся в народной медицине. Разводится на приусадебных участках и легко дичает. На пустыре в пос. Комаричи 27 VIII 1982 отмечена большая группа растений с плодами.

5. *Coronaria coriacea* (Moench) Schischk. ex Gorschk. — Родина вида — Средиземноморье, Малая Азия. Разводится как декоративное, в некоторые годы встречается одичавшим. Редкий эпекофит. Собран 16 VIII 1982 на ж.-д. насыпи в окрестности ст. Унеча — 2 куста с цветками и коробочками зрелых семян.

6. *Draba sibirica* (Pall.) Thell. — Редкий эфемерофит, заносящийся из степных областей, образующий небольшие пятна безлистных стелющихся стебельков с мелкими золотисто-желтыми цветками. Найден 15 V 1982 на песчано-щебнистой ж.-д. насыпи близ ст. Одринская Карачевского р-на.

7. *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. — Адвентивный эпекофит. Родина вида — Восточное Средиземноморье. Еще недавно был известен в качестве сорняка для Крыма и Кавказа. За последние годы стал быстро продвигаться к северу по ж.-д. магистралям и уже достиг Белоруссии, Прибалтики и Ленинградской обл. В Брянской обл. был отмечен в ряде мест: 30 VIII 1981 в окрестности ст. Брянск—Льговский, 16 VIII 1982 — на ст. Унеча, 22 VIII 1984 — на 92-м км ж.-д. участка Карачев—Мылинка. Цветет всегда обильно и дает зрелые семена.

8. *Impatiens grandulifera* Royle. — Родина вида — Западные Гималаи. Декоративное растение, часто культивируется, особенно в сельских местностях, легко дичает и расселяется в пойменные ценозы. 26 VII 1983 встречено в большом количестве среди ивовых зарослей правого берега р. Судости близ г. Почепа.

9. *Nonea lutea* (Desr.) DC. — Родина вида — Средиземноморье, Малая Азия. В пределах СССР встречается в Саратовской, Ростовской, Ворошиловградской, Херсонской областях, на Кавказе. В Брянской обл. — редкий эпекофит. Собран впервые 12 VII 1984 на ст. Выгоничи вблизи места разгрузки вагонов. В небольшой группе растения достигали 62 см выс., обильно цвели бледно-желтыми цветками. Нижние завитки имели созревшие удлиненные орешки.

10. *Solanum judaicum* (L.) Bess. — Впервые найден 12 VIII 1982 у рассадных парников сельскохозяйственного института в пос. Кокино Брянской обл. Обнаружили 4 растения, достигавших высоты 60—70 см, с крупными зубчато-выемчатыми листьями, многочисленными внепазушными кистями цветков на угловато-гранистых стеблях и ветвях. На стеблях, ветвях, листьях и особенно в соцветиях отмечены хорошо заметные отдельные полусогнутые толстоватые волоски со стекловидным кончиком. На том же месте в 1984 г. наблюдалось до 15 экземпляров растений, имевших такие же морфологические признаки. Определение было подтверждено Н. Н. Цвелевым, который отметил, что гербарный экземпляр вполне сходен с имеющимся в Ленинграде типом этого вида.

11. *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet. — В СССР давно занесен из Северной Америки, а затем стал распространяться из некоторых ботанических садов в качестве сорного растения. 19 VIII 1984 найден на склоне ж.-д. насыпи на 57-м км дороги Брянск—Гомель. Кусты сильно развиты, с массой цветов и уже созревших осыпающихся семян.

Редкие аборигенные виды

1. *Armeria vulgaris* Willd. — Вид западного происхождения, встречающийся по всей Западной Европе и Северной Америке. Впервые для области был указан в работе А. К. Скворцова с соавторами (1982) в Карачевском р-не для участка южнее железной дороги и до пос. Рясники. Мы встретили армерию обыкновенную севернее ж.-д. линии, по левобережью р. Снежети в направлении ст. Мылинки. Здесь, по открытым и облесенным песчаным дюнам древней террасы Снежети, в северо-западном направлении от Карачева армерию обыкновенную сопровождает ряд других интересных видов: *Dianthus tesquicola* Klok., *Thymus*×*oblongifolius* Opiz, *Eremogone micradenia* (P. Smirn.) Ikonn. и др.

Еще до Октябрьской революции в окрестностях г. Карачева работали многие исследователи флоры этого края (А. С. Тарачков, Д. И. Святский, В. И. Хитрово и др.). Тот факт, что произрастающая на большой площади армерия обыкновенная не была отмечена как один из интересных видов флоры региона, позволяет считать ее видом заносным и быстро натурализовавшимся. По-видимому, занос произошел из Прибалтики в 60-е годы XIX в. при строительстве Риго-Орловской железной дороги.

2. *Artemisia annua* L. — Хотя на территории области этот вид редок, но спорадически и единичными экземплярами встречается в разных районах. Произрастает в синантропных флористических комплексах населенных пунктов и вблизи ж.-д. строений. Находки отмечены 11 VIII 1983 на окраинной улице г. Трубчевска, 8 VIII 1982 — в пос. Клетня, 14 IX 1983 — на путях ст. Выгоничи.

3. *Centaurea rhenana* Boreau. — Аборигенный центрально-европейский вид. Как показали Н. В. Козловская и В. И. Парфенов (1972), он распространен в Белорусском Полесье, хотя в литературе был показан под названием *C. pseudomaculosa* Dobrosz. В Брянской обл. василек рейнский встречается в западных районах — Климовском, Новозыбковском, Красногорском — и растет на сухих открытых местах с песчаными почвами, реже — по опушкам сосняков. 29 VII 1982 отмечен в окрестностях Новозыбковской опытной станции, 1 VIII 1982 — близ разъезда Карховка в изреженном сосновом лесу.

4. *Corydalis intermedia* (L.) Mérat. и 5. *Corydalis marschalliana* Pers. — Оба вида хохлатки в изобилии растут в 114 квартале Белобережского лесничества, вблизи 369 км автомагистрали Москва—Киев. В сыроватом старом лиственном лесу (клен широколистный, ясень, дуб, липа, вяз) ранней весной эти хохлатки вместе с обычными видами *C. solida* (L.) Clairv. и *C. cava* (L.) Schweigg. et Koerte образуют сплошной и весьма красочный покров.

6. *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó. — Пальчатокоренник бузинный — чрезвычайно редкий европейско-малоазийский вид, для Средней России приводившийся лишь в Новозыбковском р-не Брянской обл. (Маевский, 1964 : 686). Растет на лесных полянах и сухих лугах. Среди других видов рода легко узнается по светло-желтым цветкам в коротком цилиндрическом колосе, слабо пахнущим бузиной черной. Малораспространенный в прошлом сейчас этот вид в области находится на грани полного исчезновения вследствие резкого изменения условий местообитаний. За последние годы было встречено всего одно местонахождение — 16 VII 1982 на лугу по р. Синявке у дер. Синий Колодезь Новозыбковского р-на. Отмечены всего 3 экземпляра растения, из которых лишь одно цветущее.

7. *Dianthus tesquicola* Klok. — Вид отсутствует во «Флоре СССР», и полное описание его содержится во «Флоре УРСР» (1952). Растение было собрано 22 VIII 1982 по дюнным холмам левобережья р. Снежети вблизи 92-го км железной дороги Брянск—Карачев. Несомненно, что это аборигенный вид флоры Брянской обл. Кустики многолетние, весьма плотные, обычно одиночные, сплошного ковра не образующие. Проверив определение растения, Н. Н. Цвелев отметил, что видового ранга оно заслуживает и для Брянской обл. это новая находка.

8. *Festuca regeliana* Pavl. (=*F. arundinacea* auct.). — Западно-палеарктический вид, не относящийся к редкостям флоры Брянской обл. Эта овсяница изредка встречается по луговым склонам, среди кустарников, на слегка засоленных местах в долинах рек, но в общей сводке была пропущена. В Севском и Комаричском районах области вид встречается чаще, чем на остальной территории.

9. *Juncus inflexus* L. — Распространен в Западной Европе, на Кавказе и в Малой Азии, в горах Средней Азии и юге европейской части СССР. Редкий аборигенный вид, ранее отмеченный для Стародубского и Севского районов (Босек, 1975 : 128). В новом местонахождении был найден 22 VIII 1983 в виде заросли вдоль канавы вблизи ст. Карачев. Отдельные кусты очень мощные, плотные, до 35 см в диам.

10. *Orchis coriophora* L. — Редкий средиземноморско-европейский вид, ранее изредка встречавшийся в ряде юго-западных и западных районов области

(Стародубский, Трубчевский, Новозыбковский, Суражский, Мглинский). Цветки довольно крупные, коричнево-пурпуровые с зеленоватыми жилками, в многоцветковом колосе, с запахом травяных клопов. Как и многие другие орхидные, это растение в некоторых известных ранее местонахождениях полностью исчезло, и теперь только при тщательном поиске иногда можно найти единичные экземпляры этого вида. В 2 км восточнее с. Новый Дроков Суражского р-на на сыроватом пойменном лугу левобережья р. Ипути 2 VIII 1983 мы обнаружили группу из трех экземпляров цветущего ятрышника клопоносного.

11. *Potentilla heidenreichii* Zimmeter. — Встречается изредка, обычно на осушенных низинных болотах — долина р. Неруссы у с. Крупец Брасовского р-на, бывшее болото Чистое в долине р. Свени и др. На отвалах возле осушительных канав найдена форма, достигающая 70 см выс., с очень крепкими, толстыми ветвями, несущими крупные листья, обильно опушенные курчавыми волосками. Края листочков завернуты вниз.

12. *Thymus*×*oblongifolius* Opiz. — Этот весьма своеобразный гибрид (Черепанов, 1981 : 283) нередко встречается в восточных районах области и относится к числу аборигенов нашей флоры. Собран 22 VIII 1983 в окрестности пос. Рясники Карачевского р-на.

Сборы перечисленных видов переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE), а дубликаты хранятся в Брянском сельскохозяйственном институте.

За помощь в работе и проверку определений гербария благодарю куратора сектора европейской части СССР Гербария БИНа АН СССР Н. Н. Цвелева.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., Макаров В. В. К адвентивной флоре Брянской области. Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 6, с. 88—92. — *Алексеев Ю. Е., Макаров В. В.* Дополнение к флоре Брянской и Калужской областей. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1981, № 9, с. 73—77. — *Алексеев Ю. Е., Макаров В. В., Проскурякова Г. М., Скворцов А. К.* Новые флористические находки в Брянской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 5, с. 105—112. — *Босек П. З.* Растения Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во, 1975. 464 с. — *Босек П. З.* Новое для СССР местонахождение *Carex umbrosa* Host (*Cyperaceae*) в Брянской области. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1327—1329. — *Босек П. З.* Дополнение к списку растений Брянской области. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 2, с. 241—244. — *Босек П. З.* О распространении степных растений на территории Брянской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 829—836. — *Босек П. З. Equisetum telmateia* Ehrh. (*Equisetaceae*) в Брянской области. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 444—447. — *Босек П. З.* Новые материалы по адвентивной флоре Брянской области. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 672—674. — *Булохов А. Д., Величкин Э. М., Виленский В. Е., Катышевцева В. Г.* Новые материалы к флоре Брянской области. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1975, № 9, с. 73—77. — *Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С.* Новые материалы к флоре Брянской области. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 750—753. — *Козловская Н. В., Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 308 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Никончук В. Н., Шкред В. И.* О новом местонахождении волчника борового (*Daphne cneorum* L. (=*D. julia* K.-Pol.)). — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1984, № 9, с. 74—76. — *Скворцов А. К.* Кальцефильная флора на юге Погарского района Брянской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 5, с. 77—83. — *Скворцов А. К., Булохов А. Д., Величкин Э. М. и др.* Материалы к флоре Брянской области. — Бюл. МОИП, отд. биол. 1982, т. 87, вып. 3, с. 104—109. — *Тихомиров В. Н., Харитонцев Б. С.* Новые данные о флоре левобережья р. Десны в пределах Брянской области. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1984, № 8, с. 73—76. — *Флора* европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981. 380 с. — *Флора* СССР. Т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 861 с. — *Флора* УРСР. Т. 4. Київ: Изд-во АН УССР, 1952. 691 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Брянский сельскохозяйственный институт.

Получено 1 II 1985.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (479.2)

И. С. Сафаров

РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ ДЕНДРОФЛОРЫ ВОСТОЧНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ И ИХ ОХРАНА

I. S. SAFAROV. RARE AND VANISHING SPECIES OF THE EASTERN TRANSCAUCASIAN DENDROFLORA AND THEIR PROTECTION

Характеризуются современное состояние редких и исчезающих видов дендрофлоры Восточного Закавказья, причины сокращения численности популяций и ареала. Указываются мероприятия по сохранению природных биогеоценозов из редких видов, их широкое использование в искусственных посадках и данные о новых нахождениях редких видов.

В дендрофлоре Восточного Закавказья сохранилась большая группа редких и эндемичных видов древесных реликтов. Наиболее характерным в этом отношении является Талыш, расположенный в юго-восточной части Закавказья.

Основу реликтовой дендрофлоры данного региона составляют шелковая акация *Albizia julibrissin* Durazz.,[1] гледичия каспийская *Gleditsia caspia* Desf., ольха сердцелистная *Alnus subcordata* C. A. Mey., железное дерево *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., дуб каштанолистный *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., дзельква граболистная *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch., хурма кавказская *Diospyros lotus* L., орех грецкий *Juglans regia* L., лапина крылоплодная *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex J. Jljinsk., клен бархатистый *Acer velutinum* Boiss., груши Гроссгейма, гирканская, Буасье *Pyrus grossheimii* Fed., *P. hyrcana* Fed., *P. boissieriana* Buhse, самшит гирканский *Buxus hyrcana* Pojark., падуб гирканский *Ilex hyrcana* Pojark., иглица гирканская *Ruscus hyrcanus* Woronow, даная ветвистая *Danaë racemosa* (L.) Moench., тисс ягодный *Taxus baccata* L., гранат *Punica granatum* L. Все указанные виды занесены в Красные книги СССР и АзССР.

Как видно из списка реликтовых видов, дендрофлора Талыша не имеет аналога в других регионах страны. Значительная часть видов — это эндемики флоры СССР, как, например, шелковая акация, железное дерево, гледичия каспийская, ольха сердцелистная, клен бархатистый и др.

Дендрофлора Талыша характеризуется комплексом оригинальных особенностей, связанных с ее древностью, она имеет генетические и флористические связи с дендрофлорами ряда центров древней флоры. Наиболее обширна связь с дендрофлорой прикаспийской части Ирана, которая составляет единую с Талышом Гирканскую флористическую провинцию. Все перечисленные виды широко распространены также в прикаспийских лесах Ирана.

Существенное значение имеет связь дендрофлоры Талыша с дендрофлорами отдельных регионов Восточной Азии. Ан. А. Федоров (1958), исходя из систематической близости трех видов груш (*Pyrus grossheimii*, *P. hyrcana*, *P. boissieriana*), сохранившихся в лесах Талыша, считает, что эти леса представляют собой остаток той же флоры, которая в наиболее богатом составе сохранилась в Восточной Азии. А. А. Гроссгейм (1940: 4) писал: «*Albizia* в составе нашей флоры стоит совершенно изолированно. Род этот в настоящее время распространен под тропиками и в субтропиках».

---

[1] Названия растений приведены по С. К. Черепанову (1981).

Мы проследили постепенное обеднение состава дендрофлоры по мере приближения к северо-западной границе Талышских лесов и установили, что наиболее характерные для Гирканской провинции виды, как, например, гледичия каспийская, шелковая акация, ольха сердцелистная, хурма кавказская, лапина крылоплодная, клен бархатистый, самшит гирканский, иглица гирканская, падуб гирканский, даная ветвистая и другие, сосредоточены главным образом в южной части Талыша и постепенно выпадают из состава фитоценозов по мере продвижения к северо-западным границам Талышского лесного массива (Сафаров, 1962, 1979). Только дзельква граболистная и дуб каштанолистный доходят до границы распространения лесов.

Реликтовым лесам Талыша свойствен целый ряд структурных и фенологических особенностей, в частности многоярусность и полидоминантность фитоценозов, обилие внеярусных растений — лиан (*Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., *Rubus raddeanus* Focke, *Vitis orientalis* L., *Hedera pastuchowii* Woronow). У гигантских деревьев — дуба каштанолистного, тополя гирканского, клена бархатистого, достигающих в высоту 40—45 м, образуются мощные, длиной 1—1.5 м досковидные корни.

Нашими исследованиями установлено, что ряд эдификаторов лесов нижнего горного пояса Талыша, например железное дерево, дуб каштанолистный, сохраняют полусухие листья до начала вегетации следующего года, причем отдельные экземпляры дуба каштанолистного зимуют с зелеными листьями (Сафаров, 1962). Заслуживает внимания фенология цветения отдельных видов в лесах Талыша, например железное дерево цветет с середины января до конца марта. Самым поздним цветением отличается шелковая акация — со второй половины июня до сентября. В результате продолжительного цветения на акации шелковой, гранате и других видах иногда одновременно наблюдаются бутоны, цветы и зрелые плоды.

В Восточном Закавказье (за пределами Талыша) сохранились такие уникальные реликты, как каштан посевной *Castanea sativa* Mill., фисташка лесная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., платан восточный *Platanus orientalis* L., сосна эльдарская *Pinus eldarica* Medw.

В южном Карабахе вдоль рек Басутчай (АзССР) и Цав (АрмССР) сохранились наиболее крупные в СССР массивы платана восточного, в общей сложности занимающие площадь около 200 га. Платан восточный здесь произрастает главным образом вместе с орехом грецким, каркасом кавказским *Celtis caucasica* Willd., а также различными видами дубов *Quercus boissieri* Reut., *Q. iberica* Stev., тополей *Populus hybrida* Bieb., *P. nigra* L. и граната. Аналогичную структуру платановых галерейных лесов мы проследили (Сафаров, 1953, 1962, 1966, 1981) в рефугиумах Средней Азии. Во всех частях своего разорванного ареала платан восточный образует приречные фитоценозы с участием ореха грецкого. О Басутчайской платановой роще Гроссгейм писал (1940 : 12): «Изучение условий произрастания здесь платана и вся фитоценотическая обстановка не дают основания утверждать, что платан здесь дикий, а не одичавший». Аналогичного взгляда придерживался Гроссгейм в отношении главного спутника платановых лесов — ореха грецкого. Нашими многолетними исследованиями доказана безусловная спонтанность платана восточного, сохранившегося в приречных лесах Восточного Закавказья. Платан восточный достигает огромных размеров — 35—45 (50) м в высоту и 1.5—2 (6) м в диаметре. Естественные насаждения его широко используются при восстановлении лесных массивов и в зеленом строительстве городов и поселков как незаменимый исходный генетический материал.

Мы установили, что возобновление платана восточного в заповедных условиях было успешным — при полноте древостоя 0.5 на 1 га приходится до 91.5 тыс. всходов и подроста семенного происхождения (Сафаров, 1962). Еще интенсивнее происходит возобновление порослью. Например, на материнском дереве в возрасте 500 лет число корневых отпрысков различного возраста бывает от 126 до 146, в возрасте 700—800 лет — 166—198, а у отдельных деревьев доходит до 236—240. Последние показатели являются предельными, затем наступает период угасания порослеобразования. Как видно, несмотря на глубокую древность платана восточного, ему присуща большая жизненная сила.

Единственная в мире роща сосны эльдарской [2] сохранилась с третичного периода в северо-западном Азербайджане — на хребте Элляр-Оуги на площади около 300 га. В начале века роща находилась на грани полной гибели. Известный русский лесовод Я. С. Медведев (1919 : 385) писал: «. . .насаждения сосны эльдарской из года в год редеют под топорами пастухов. . . Будет, конечно, большой потерей для науки окончательное исчезновение этого редкого вида, нигде в другом месте не замеченного». По настоянию Д. И. Сосновского (1910) и Медведева (1919) роща сосны эльдарской была объявлена заповедной. На протяжении многих десятков лет она служила семенной базой для выращивания сосны эльдарской в безлесных, засушливых районах республик Закавказья, Средней Азии и на юге РСФСР. Сейчас в городских зеленых насаждениях и в лесных культурах этих республик сосна эльдарская является ведущей породой. Сосна эльдарская в отличие от других видов сосны наиболее устойчива к тяжелым экологическим условиям, особенно к высоким (50—60 °C) летним температурам и крайне низкой (12—15 %) относительной влажности воздуха, нетребовательна к почвам. Она является украшением таких городов, как Ашхабад, Душанбе, Баку, Тбилиси и др. В свое время в естественной роще было зафиксировано 1800 экземпляров взрослых деревьев сосны эльдарской. В настоящее время только в южных районах СССР в лесных и зеленых насаждениях, по нашим расчетам, количество деревьев сосны эльдарской превышает 50 млн. Широко культивируется она также в зарубежных странах — Болгарии, Иране, Афганистане и др. (Сафаров, 1972).

В 1968 г. мы отправили семена сосны эльдарской в Болгарию научному сотруднику Института леса АН НРБ Румену Миланову, который начал ее выращивать на юге Болгарии, на сильно эродированных горных склонах в районе Санданско-Петричкн. Подводя итоги более чем 15-летнего эксперимента культивирования, Миланов (1982) указывает на весьма удачные результаты интродукции этой сосны в условиях юга Болгарии, где в настоящее время искусственные леса сосны эльдарской занимают большие площади. Эта исключительно засухоустойчивая сосна отныне будет занимать ведущее место в аридной зоне НРБ.

Большую ценность для науки и практики представляет реликт ледникового периода сосна Коха *Pinus kochiana* Klotzsch. ex C. Koch. В Восточном Закавказье леса из этой сосны охраняются в трех заповедниках: Мариамджаварском (Грузинская ССР), Гей-Гельском (Азербайджанская ССР) и Дилижанском (Армянская ССР).

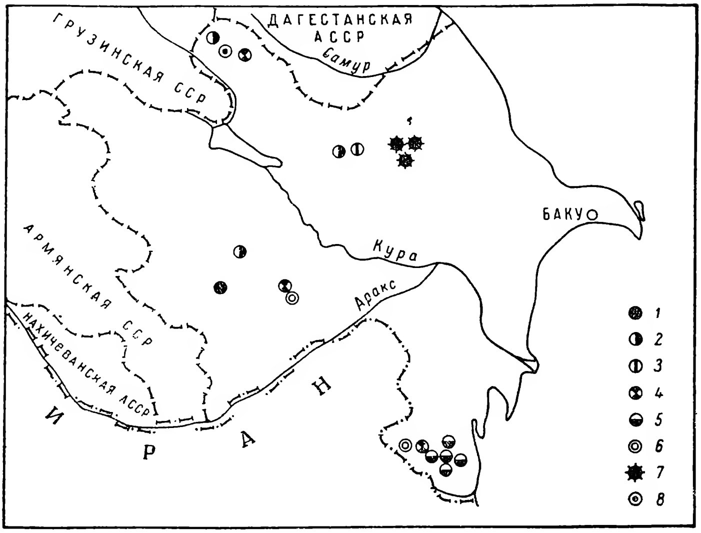
В Мериамджаварском заповеднике эта сосна формирует как чистые насаждения, так и смешанные с дубом грузинским, грабом кавказским, а в верхней части заповедника — с березой. Чистые насаждения сосны Коха приурочены главным образом к бедным почвам, смешанные же с лиственными породами леса растут на более богатых почвах.

В этом заповеднике описаны (Сафаров, 1983) популяции многоствольной сосны Коха: на одной корневой системе растут от 6—8 до 10—12 стволов, образующих мощную биогруппу. При этом главный ствол поднимается несколько выше боковых, что придает дереву различные оригинальные формы. Многоствольная форма характеризуется более короткой хвоей (4.5—5.3 см), у одноствольных деревьев хвоя значительно длиннее (6.5—7.0 см), шишки некрючковатые и обращены в сторону или вверх. Кора слаботрещиноватая, тогда как у типичной формы — с глубокими трещинами (8—10 см).

По нашим наблюдениям (Сафаров, 1967а, б), сосна Коха в Гей-Гельском заповеднике на высоте 1600—2200 м над ур. м. образует чистые одноствольные насаждения, приуроченные к крутым склонам, скалам и осыпям, не имеющим сформировавшегося почвенного покрова, вследствие чего широколиственные породы здесь отсутствуют. Лишь изредка между скалами встречаются единичные экземпляры дуба восточного, граба кавказского, березы Литвинова, рябины кавказородной и др. Только в периферийной части рощи наблюдается

---

[2] Существует мнение, что сосна эльдарская является разновидностью или подвидом *Pinus bruitia* Ten. subsp. *eldarica* (Medw.) Nahal, с чем нельзя полностью согласиться, но это особый вопрос.



Новые местонахождения редких реликтовых видов.

1 — Castanea sativa, 2 — Platanus orientalis, 3 — Parrotia persica, 4 — Taxus baccata, 5 — Buxus hyrcana, 6 — Ilex hyrcana, 7 — Quercus castaneifolia, 8 — Staphylea colchica.

проникновение сосны Коха в широколиственные леса, а представители последних единичными экземплярами заходят в сосновую рощу.

Л. И. Прилипко (1954) в сосняках Гей-Гельского заповедника выделяет два типа: сосновый лес на скалах (Pinetum rupestris), сосновый лес с травянистым покровом (Pinetum herbosum subalpinum).

В Дилижанском заповеднике ввиду более или менее благоприятных почвенных условий сосна Коха небольшими группами распространена по всей площади заповедника, нередко образуя смешанные сообщества. Таким образом, фитоценотический состав горных сосняков прежде всего определяется почвенными условиями.

Большой интерес представляет роща фисташки лесной, сохранившаяся в безлесной Кура-Араксинской низменности (Карабахская степь) на площади около 700 га в окружении степей и полупустынь. Несмотря на сильное антропогенное воздействие, естественное возобновление в роще протекает более или менее удовлетворительно. Однако зачастую всходы и подрост фисташки лесной повреждаются скотом. Только отдельные растения под защитой колючих кустарников — держи-дерева, граната и других — вырастают нормально. С целью спасения этой уникальной рощи ее необходимо объявить заповедной.

В последние годы во время экспедиционных обследований основных лесных регионов Азербайджана мы обнаружили более 20 новых местонахождений редких и эндемичных видов деревьев. Ниже приводим их краткие описания.

Buxus hyrcana (см. рисунок , *5*). Гроссгейм (1926 : 104), посетивший в Талыше 5 рощ самшита, находящихся в расположении кладбищ, вблизи населенных пунктов и дорог, писал: «Вне этих защитных участков в лесах нигде нет ни малейшего признака *Buxus*; вопрос о его былом распространении на территории уезда остается открытым; возможно, конечно, что он был распространен значительно шире и был хищнически уничтожен, за исключением незначительных специально оставленных участков».

В глубине горных лесов в южной части Талыша мы обнаружили 11 новых мест произрастания *B. hyrcana* площадью от 1.5—2 до 15—17 га (Сафаров. 1955, 1962, 1979, 1982). Все рощи самшита в фитоценотическом отношении органически вписываются в окружающие широколиственные леса гирканского типа. Например, в урочище Рво в 4-ярусном фитоценозе первый ярус состоит из клена бархатистого высотой 45 при диаметре 1.5—2.5 м, дуба каштанолистного соответственно 35—40 и 1.5—2 м; второй ярус занимает железное дерево — 18—20 м и 36—60 см; третий ярус состоит из самшита гирканского высотой 12—14 м и диаметром 8—12 см; четвертый ярус — из иглицы гирканской.

Уместно отметить, что в лесах прикаспийской части Ирана самшит гирканский играет важную роль в составе реликтовых лесов из дуба каштанолистного, железного дерева и др. Болгарский ученый С. Г. Недялков (1974) описывает тип леса с самшитом — Quercetum buxosum. Таким образом, спонтанность самшита в гирканских лесах вполне очевидна.

Самшит, несмотря на глубокую древность, отличается огромной способностью семенного возобновления — 1.5—2 млн. всходов на 1 га (Сафаров, 1979, 1982), но наблюдается большой отпад подроста: на пробной площади из общего числа произрастающих там растений самшита однолетних было — 90, двулетних — 6, старших возрастов (5—6 лет) — только 4 %.

Taxus baccata (см. рисунок, *4*) в Талыше обнаружен в трех местах: в ущелье Бибианчай (правый приток р. Ленкоранчай) на площади более 30 га, под широколиственным лесом, в котором первый ярус состоит из бука восточного высотой 30—35 м; второй — граба кавказского — 20—25 м, третий — тисса — 10—15 м и четвертый — из падуба высотой 1.5—2 м.

Вторая роща тисса описана из ущелья Бадарачай (Нагорный Карабах) на северо-восточном склоне Малого Кавказа, где тисс растет в аналогичном вышеуказанному фитоценозе. Наличие здесь падуба *Ilex hyrcana* еще более усиливает сходство карабахских и талышских рощ тисса (Сафаров, 1968).

Третий участок тисса находится в ущелье р. Халагельчай (Закатальский заповедник) на высоте 1200—1400 м над ур. м., занимает около 7 га. На этом участке тисс преобладает в насаждении. Высота деревьев здесь достигает 25—30 м, что наблюдается очень редко.

Castanea sativa (см. рисунок, *1*) обнаружен нами (Сафаров, 1964) в южном Карабахе (Малый Кавказ). Роща каштана занимает территорию в 5—6 га. Каштан растет в сопровождении граба, ореха грецкого, лещины, клена красивого. Данное местонахождение удалено от основного ареала этого вида на Малом Кавказе на 600—650 и на Большом Кавказе — на 300—350 км.

Platanus orientalis (см. рисунок, *2*) мы обнаружили у подножия Большого Кавказа, где отмечены два новых местонахождения платана восточного: одно на берегу р. Химбуговчай (Белоканский р-н), второе — в пойме р. Карачай (в 200 км восточнее первого, Алазанская долина. Куткашенский р-н АзССР). В этих рощах платану сопутствуют орех грецкий, лапина, хурма кавказская и др. Третье новое местонахождение обнаружил Р. И. Арушанов (1977) на северо-восточных склонах Малого Кавказа, в ущелье р. Тертерчай, где спутником платана является орех грецкий.

Parrotia persica (см. рисунок, *3*). До последнего времени этот вид считался сугубо эндемиком Талыша. Однако новое местонахождение его в восточной части Алазанской долины, в низовьях р. Карачай (Куткашенский р-н, Сафаров, 1977) внесло существенную поправку в распространение *P. persica.* Железному дереву здесь сопутствуют лапина, орех грецкий, ольха *Alnus barbata* С. А. Меу., лещина и другие виды, характерные для гирканских железняковых лесов.

Quercus castaneifolia (см. рисунок, *7*). Детальными маршрутными обследованиями (Сафаров, 1979) установлено, что этот гирканский вид сохранился в междуречье Гирдыманчай—Геокчай (восточная часть Алазанской долины, у подножий южного макросклона восточной части Большого Кавказа) и занимает площадь, превышающую 2 тыс. га. До этого была известна небольшая роща этого дуба в окрестности с. Кушенча на третичном плато Боз-даг. Ныне эти дубравы объявлены заповедными и входят в состав Исмайлинского заповедника.

Staphylea colchica (см. рисунок, *8*). Новое местонахождение этого вида обнаружено (Сафаров, Асадов, 1975) в предгорьях Большого Кавказа в Белоканском р-не; оно представляет собой последний восточный форпост данного вида на южных склонах Главного Кавказского хребта. Для флоры Азербайджана это новый вид.

По материалам исследований отдела лесоведения Института ботаники АН АзССР было принято специальное постановление, согласно которому живыми памятниками природы объявлены 1738 экземпляров гигантских деревьев, из них 1077 платанов, среди которых один платан высотой 50 м, окружность ствола 28 м, площадь проекции кроны 1400 м^2, возраст 1800—2000 лет (пос. Красный Базар Нагорно-Карабахской а. о. АзССР). Живыми памятниками признаны 261 экз. различных видов гигантских дубов, 208 — крупных растений дзельквы и других, а также 36 особо ценных участков леса с редкими и исчезающими видами. Все указанные объекты взяты под государственную охрану и включены в «Красную книгу» АзССР.

В Восточном Закавказье сохранился целый комплекс древнетретичных видов, ныне представляющих огромный интерес для ботанической науки.

Таким образом, дендрофлора Восточного Закавказья характеризуется большим богатством третичных редких и эндемичных видов деревьев и кустарников. Многие из них охраняются в заповедниках, однако нельзя сказать, что охрана этих уникальных видов в настоящее время налажена должным образом. Активисты общества охраны природы, а также широкие массы общественности уделяют большое внимание охране, размножению ценных и редких видов дендрофлоры Восточного Закавказья.

В заключение отметим, что дендрофлора Восточного Закавказья в пределах АзССР характеризуется самой высокой насыщенностью на Кавказе редкими и эндемичными видами. Регион является как бы музеем живой флоры под открытым небом. Еще для многих поколений ученых описанные выше весьма ценные фитоценозы, состоящие из редких и исчезающих видов деревьев и кустарников, послужат базой для глубоких всесторонних исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Аршанов Р. И. Роща платана *Platanus orientalis* L. в Нагорном Карабахе (АзССР). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 75—78. — *Гроссгейм А. А.* Флора Талыша. Тифлис: Изд-во Наркомзема АзССР, 1926. 273 с. — *Гроссгейм А. А.* Реликты Восточного Закавказья. Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1940. 42 с. — *Медведев Я. С.* Деревья и кустарники Кавказа. Тифлис, 1919. 385 с. — *Миланов Р.* Эльдарският бор в България. — Природа, 1982, т. 31, № 3, с. 70—72. — *Недялков С. Г.* Лесная растительность в прикаспийской области в Иране и закономерности ее распространения. — Тр. Тбил. Ин-та леса. Тбилиси: Мецниереба, 1974, с. 47—61. — *Прилипко Л. И.* Лесная растительность Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954. 488 с. — *Сафаров И. С.* Естественные насаждения платана в АзССР. — *Докл.* АН АзССР, 1953, т. 9, № 1, с. 55—56. — *Сафаров И. С.* Роща обыкновенного самшита (*Buxus sempervirens* L.). — Докл. АН АзССР, 1955, т. 11, № 5, с. 345—348. — *Сафаров И. С.* Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. 312 с. — *Сафаров И. С.* Новое местонахождение каштана съедобного в Нагорном Карабахе. — Докл. АН АзССР, 1964, № 12, с. 45—50. — *Сафаров И. С.* Новое местонахождение платана (*Platanus digitifolia* Palib.) в Азербайджане. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 6, с. 877—878. — *Сафаров И. С.* Особенности растительности Кяпаза. — Природа, 1967а, № 2, с. 77—79. — *Сафаров И. С.* О внутривидовой систематике реликтовых древесных пород Закавказья. — В кн.: Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967б, с. 51—52. — *Сафаров И. С.* О двух новых местонахождениях третичных реликтов в лесах Азербайджана. — Лесн. журн., 1968, № 4, с. 141—142. — *Сафаров И. С.* Сосна эльдарская и ее разведение в южных районах СССР. Баку: Элм, 1972. 93 с. — *Сафаров И. С.* Новое местонахождение железного дерева *Parrotia persica* (DC). C. A. Mey. (сем. *Hamamelidaceae* Lindl.) на Большом Кавказе. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 248—250. — *Сафаров И. С.* Субтропические леса Талыша. Баку: Элм, 1979. 158 с. — *Сафаров И. С.* Платан восточный, орех грецкий и их значение в озеленении и лесонасаждениях. Баку: Азернешр, 1981. 60 с. — *Сафаров И. С.* Растительные сообщества с редкими видами растений в Азербайджанской ССР. — В кн.: Охрана редких растительных сообществ. М.: ВАСХНИЛ, 1982, с. 67—74. — *Сафаров И. С.* Взаимоотношение сосны Коха с широколиственными породами и ее внутривидовая популяция в лесах Закавказья. — Лесн. хоз-во, 1983, № 11, с. 37—38. — *Сафаров И. С., Асадов К. С.* Клекачка (*Staphylea colchica*) — новый вид для флоры Азербайджана. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 12, с. 1768—1770. — *Сосновский Д. И.* Эльдарская сосна. — Вестн. Тифл. бот. сада, 1910, вып. 18, с. 24—36. — *Федоров Ан. А.* Влажнотропические леса Китая. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 10, с. 1385—1408. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 30 I 1984

УДК 581.9 : 502.7 (471.11)

В. Г. Сергиенко

К ОХРАНЕ ФЛОРЫ ВЫХОДОВ МЕРГЕЛЕЙ В ДОЛИНЕ РЕКИ МЕЗЕНЬ

V. G. SERGIENKO. ON THE CONSERVATION OF MARL OUTCROP FLORA IN THE MEZEN RIVER VALLEY

Приводится ботанико-географическая характеристика флоры четырех участков обнажений мергелей в бассейне р. Мезень. Дается список, состоящий из 75 видов, из которых половина является кальцефитами, а 10 — редкими для флоры севера европейской части СССР. Обнажения мергелей в окрестностях пос. Лешуконское рекомендованы для включения в перечень ботанических объектов, предназначаемых для охраны.

В настоящее время становится актуальной задача охраны не только редких видов, но и редких и эталонных растительных сообществ. На европейском Севере к их числу относятся реликтовые сообщества, сформировавшиеся в позднеледниковье и развитые на кальцийсодержащих субстратах (известняках, мелах, доломитах, гипсах). Флористические комплексы на выходах таких пород описаны из Архангельской обл. и Коми АССР (Федоровы Ал. и Ан., 1929; Толмачев, 1938; Кирпичников, 1947; Лащенкова, 1962, 1965; Юдин, 1963; Кожевников, 1983), часть из них рекомендована для охраны (Лащенкова, Улле, 1978; Лащенкова, Непомилуева, 1982; Кулиев, 1980; Кулиев, Старков, 1982).

Некоторые растительные сообщества, заслуживающие охраны, приурочены к коренным берегам в долинах рек и их притоков в районе Беломорско-Кулойского плато, Тимана, бассейна Печоры и Западного Предуралья. В этих специфических, своеобразной структуры и сложения сообществах, развитых на ограниченных площадях под воздействием неблагоприятных условий позднеледникового времени, сохранился реликтовый флористический комплекс, включающий в себя не только бореальные и гипоарктические виды, но и виды арктического и аркто-альпийского происхождения.

В 1982 г. мы изучили флору и растительность выходящих на поверхность красноцветных мергелей в долине р. Мезень. Эти обнажения имеют пермский возраст и встречаются на коренных берегах р. Мезень, а также на ее левом притоке — р. Вашке. В литературе мало описаний растительных сообществ мергелей (Горбачев и др., 1981), в то время как они часто встречаются на европейской территории СССР. Работы по описанию растительного покрова мы проводили в следующих пунктах: 1 — участок возле устья р. Ежуги (район устья Вашки); 2 — берег р. Вашки возле устья р. Енды, в 7 км от с. Лешуконское, вверх по течению; 3 — левый берег р. Мезень у дер. Нисогоры, в 18 км от с. Лешуконское, вниз по течению; 4 — правый берег р. Мезень у с. Козьмогородское, в 57 км от г. Мезень, вверх по течению.

Протяженность каждого из изученных участков обнажений — 3—5 км. На всех участках высотой до 40—70 м над ур. м. мергели образуют отвесные скалистые обрывы и крутые склоны террас долины реки. У подножия склонов скапливается щебень в виде осыпи, перемешанной с суглинком. Надпойменные террасы коренного берега заняты тайгой из *Picea obovata*. В кустарниковом ярусе присутствуют *Spiraea media*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, *Atragene sibirica*, *Daphne mezereum*. В травяно-кустарничковом ярусе господствуют *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*.

При изучении обнажений на исследованных нами участках р. Мезень выявлены некоторые закономерности распределения растений. На обрывах, в трещинах и на осыпях отмечены кальцефиты, встречающиеся в большом обилии, — *Epipactis atrorubens*, *Oberna behen*, *Silene wolgensis*, *Polygala amarella*, *Scorzonera humilis*, *Thymus subarcticus*. Здесь же встречены и самые обычные виды местной флоры, в частности луговые, и растения открытых местообитаний — *Poa pratensis*, *Campanula rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Achillea mil-*

lefolium, *Leucanthemum vulgare* и др. У подножия склонов на щебнистых участках растут *Lerchenfeldia flexuosa*, *Rumex acetosella*, *Galium boreale*, *Hieracium umbellatum*, *Vicia cracca* и др. Пойменные террасы заняты луговыми сообществами или сосновыми насаждениями.

В табл. 1 приводится список видов флоры обнажений четырех исследованных нами участков коренного берега р. Мезень. На мергелях характерными видами из числа редких и имеющими границы распространения на севере европейской части СССР являются *Silene wolgensis*, *Minuartia verna*, *Arenaria serpyllifolia*, *Viola mauritii*, *Anthyllis arenaria*, *Thymus subarcticus*, *Veronica officinalis*, *V. spicata*, *Scorzonera humilis*, *S. ruprechtiana*. Некоторые из них включены в региональные списки охраняемых растений (Горчаковский, Шурова, 1982; Лащенкова, Железнова, 1982; Шмидт, Симачева, 1984). В смежных с бассейном Мезени районах эти виды приурочены, как правило, к выходам карбонатных пород, где они хорошо развиваются. Это наблюдается и на обнажениях мергелей в долине Мезени.

Список видов флоры обнажений, исследованных нами на р. Мезень, включает 75 видов, относящихся к 63 родам и 24 семействам. Во флоре обнажений ведущие семейства по числу видов те же, что и в конкретных флорах севера европейской части СССР (Шмидт, Сергиенко, 1984; Сергиенко, 1984). Отличие заключается в том, что во флоре обнажений нет осоковых.

В табл. 2 дано распределение этих видов по широтным и долготным географическим группам. Во флоре обнажений преобладают широко распространенные бореальные (в том числе и бореально-неморальные) виды, составляющие $^3/_4$ от всей флоры обнажений. Гипоарктические, аркто-альпийские, гипоаркто-альпийские и бореально-лесостепные виды представлены 4—6 видами.

Бóльшая часть группы северных видов,[1] включающей гипоарктические, гипоаркто-альпийские и аркто-альпийские виды (*Cardaminopsis petraea*, *Alchemilla murbeckiana*, *Polygonum viviparum*, *Lerchenfeldia flexuosa*), наряду с бореально-лесостепными видами (*Anemone sylvestris*, *Silene tatarica*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica spicata*) встречаются довольно часто на обнажениях в качестве эдификаторов и соэдификаторов видов местной флоры.

Распределение широтно-географических групп во флорах каждого из участков, так же как и колебания числовых значений богатства флор участков (от 50 до 60 видов), дает мало отличимые результаты. Такое сходство вполне естественно, так как участки не очень удалены друг от друга и находятся в одной подзоне северной тайги.

Наряду с широко распространенными видами флора обнажений включает и виды, находящиеся на границе ареала или в отрыве от него. Северными видами для исследованной территории являются виды, пришедшие с севера и имеющие в бассейне р. Мезень южные границы распространения. К ним относятся гипоарктические, гипоаркто-альпийские и аркто-альпийские виды — *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*, *Viola biflora*, *Minuartia verna*, *Saussurea alpina*, *Alchemilla murbeckiana*.

Южные виды мигрировали сюда с юга и в настоящее время находятся у северных границ или изолированно в отрыве от их основного ареала (*Epipactis atrorubens*, *Silene wolgensis*, *Polygala amarella*). Такими же видами для изученного района являются и бореально-лесостепные виды (*Anemone sylvestris*, *Silene tatarica*, *Veronica spicata*, *Scorzonera humilis*).

Кроме этих видов, при анализе ареалов мы выявили и виды, находящиеся на восточной границе ареала, т. е. западные виды для бассейна Мезени. Они не встречаются восточнее бассейна р. Мезень (*Calluna vulgaris*, *Cardaminopsis petraea*, *Thymus subarcticus*, *Veronica officinalis*, *Anthyllis arenaria*, *Arenaria serpyllifolia*). Два вида находятся вблизи юго-западной границы распространения. Это восточные для бассейна р. Мезень *Minuartia verna* и *Thymus talijevii*. Последний является эндемиком северо-востока европейской части СССР и Урала.

Выходящие на поверхность коренные породы в долине р. Мезень являются связующим звеном между известняками Беломорско-Кулойского плато на

---

[1] Собственно арктических видов во флоре обнажений нет.

ТАБЛИЦА 1

Список видов флоры выходов мергелей в долине р. Мезень

Вид	Изученные участки				Географические группы		Встречаемость на европейском севере
	Ежуга	Енда	Нисогоры	Козьмогородское	широтные	долготные	
Botrychium lunaria (L.) Sw.*	—	—	—	+	Б	Ц	ч
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub	+	+	+	—	Б	Евр	ч
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	+	+	+	+	ГАА	Ц	ч
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	—	+	—	—	Б	ЕАз	ч
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	—	+	—	+	Б	ЕАз	ч
Festuca ovina L.	—	—	—	+	Б	ЕАз	ч
Poa alpina L.	—	+	+	+	АА	Ц	ч
P. pratensis L.	—	—	+	+	Б	Ц	ч
Polygonum viviparum L.	+	+	+	+	АА	Ц	ч
Rumex acetosella L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult.*	+	—	+	+	Б	ЕСиб	нч
Stellaria graminea L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Cerastium holosteoides Fries	—	+	+	+	Б	Ц	ч
Sagina procumbens L.	+	+	—	—	Б	Ц	ч
Minuartia verna (L.) Hiern	—	+	+	+	ГАА	ЕАз	р
Arenaria serpyllifolia L.	+	+	—	—	Б	Ц	р
Oberna behen (L.) Ikonn.	+	+	+	+	Б	Ц	ч
Silene tatarica (L.) Pers.	+	+	+	+	БЛС	Евр	ч
S. wolgensis (Hornem.) Bess. ex Spreng.	+	+	+	+	Б	ЕАз	р
Dianthus superbus L.*	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Anemone sylvestris L.*	+	+	+	+	БЛС	ЕАз	нч
Trollius europaeus L.	+	+	+	+	Б	Евр	ч
Ranunculus acris L.	+	+	+	+	Б	ЕСиб	ч
Erysimum hieracifolium L.	—	+	+	—	Б	ЕАз	ч
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit.	+	—	+	—	АА	Евр	р
Spiraea media F. Schmidt	+	+	—	—	Б	ЕАз	ч
Cotoneaster melanocarpa Fisch. ex Blytt*	+	+	—	+	Б	ЕАз	нч
Rubus arcticus L.	—	—	+	+	ГА	Ц	ч
R. saxatilis L.	+	—	+	+	Б	ЕАз	ч
Potentilla anserina L.	+	+	+	+	Б	Ц	ч
Sanguisorba officinalis L.	—	+	—	+	Б	ЕАз	ч
Alchemilla murbeckiana Bus.	—	+	+	—	ГАА	ЕСиб	ч
Anthyllis arenaria (Rupr.) Juz.	+	—	—	—	Б	Евр	р
Vicia cracca L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
V. sepium L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Lathyrus pratensis L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Polygala amarella Crantz	+	+	+	+	Б	Евр	ч
Empetrum nigrum L.	+	+	+	+	ГА	Ц	ч
Hypericum quadrangulum L.	—	+	—	—	Б	ЕАз	ч
Viola biflora L.*	—	—	—	+	АА	Ц	ч
V. mauritii Tepl.*	—	—	—	+	Б	ЕСиб	р
V. rupestris F. Schmidt	+	—	+	—	Б	Евр	нч
Pimpinella saxifraga L.	+	+	+	—	Б	ЕАз	ч
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	—	—	+	—	Б	Ц	ч
Calluna vulgaris (L.) Hull	—	—	+	+	Б	Амфиатл	нч
Vaccinium vitis-idaea L.	+	+	—	+	ГА	Ц	ч
Gentianella lingulata (Agardh) Pritchard	—	+	+	+	Б	Евр	ч
Prunella vulgaris L.	+	+	+	—	Б	Ц	ч
Lamium amplexicaule L.	+	+	—	—	Б	Ц	ч
Thymus subarcticus Klok. et Shost.	+	+	+	+	ГА	Евр	р
T. talijevii Klok. et Shost.*	+	+	—	—	Б	Евр	нч
Linaria vulgaris Mill.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Veronica serpyllifolia L.	—	+	+	—	Б	Ц	ч
V. spicata L.*	+	+	+	—	БЛС	ЕАз	р
V. officinalis L.	+	+	—	—	Б	Евр	р
Rhinanthus vernalis (N. Zing) Schischk. et Serg.	+	—	+	+	Б	ЕСиб	ч
Plantago media L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч

Вид	Изученные участки				Географические группы		Встречаемость на европейском севере
	Ежуга	Енда	Нисогоры	Козьмогородское	широтные	долготные	
Galium boreale L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Knautia arvensis (L.) Coult.	+	+	+	+	Б	Евр	ч
Campanula rotundifolia L.	+	+	+	+	Б	ЕСиб	ч
Solidago virgaurea L.	+	+	+	—	Б	ЕАз	ч
Aster subintegerrimus (Trautv.) Ostenf. et Resv.*	+	+	—	—	ГА	ЕАз	ч
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	—	+	—	+	Б	ЕАз	ч
Achillea millefolium L.	+	+	+	+	Б	ЕАз	ч
Leucanthemum vulgare Lam.	+	+	+	+	БЛС	ЕАз	ч
Tussilago farfara L.	—	+	+	—	Б	ЕАз	ч
Saussurea alpina (L.) DC.	—	+	—	+	ГАА	ЕАз	ч
Scorzonera humilis L.*	+	+	+	+	БЛС	Евр	р
S. ruprechtiana Lipsch. et Krasch. ex Lipsch.*	—	+	—	—	БЛС	ЕАз	р
Leontodon autumnalis L.	+	+	+	+	Б	Евр	ч
Taraxacum officinale Wigg.	+	+	+	+	Б	Ц	ч
Crepis tectorum L.	+	+	+	—	Б	ЕАз	ч
Hieracium laevigatum Willd.	—	—	+	+	Б	Евр	ч
H. murorum L.	+	+	+	—	Б	Евр	ч
H. umbellatum L.	+	+	+	+	Б	Ц	ч
Итого . . .	51	60	54	50			

Примечание. Здесь и в табл. 2: географические группы широтные: Б — бореальная, ГА — гипоарктическая, ГАА — гипоаркто-альпийская, АА — аркто-альпийская, БЛС — бореально-лесостепная; долготные: Амфиатл — амфиатлантическая, Ц — циркумполярная, ЕАз — евразиатская, ЕСиб — евросибирская, Евр — европейская. Встречаемость: ч — часто, нч — нечасто, р — редко. Звездочкой отмечены виды, включенные в региональные списки охраняемых растений.

западе и обнажениями Тимана на востоке. В списке кальцефильных растений Пинеги, составленном Ю. П. Кожевниковым (1983), отмечены все кальцефильные растения, зарегистрированные нами на обнажениях мергелей на Мезени,

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтных и долготных географических групп флоры обнажений мергелей в долине р. Мезень

Широтная группа	Долготная группа					
	Ц	ЕАз	ЕСиб	Евр	Амфиатл	всего
Б	13	25	5	12	1	56
ГА	3	1	0	1	0	5
АА	3	0	0	1	0	4
ГАА	1	2	1	0	0	4
БЛС	0	4	0	2	0	6
Всего	20	32	6	16	1	75

а из 89 кальцефильных растений обнажений северо-востока европейской части СССР (Юдин, 1963) в нашем списке отмечено 35 видов. На Пинеге 9—12% от всей флоры района представлены кальцефитами (Кожевников, 1983). В долине р. Мезень кальцефитов — 8 % от всей конкретной флоры окрестностей пос. Лешуконское.

Исследованные нами растительные сообщества в бассейне р. Мезень интересны в том отношении, что флористический комплекс обнажений наряду с широко распространенными видами содержит виды редкие для флоры северо-востока европейской части СССР, которые являются эдификаторами на этих местообитаниях, включенные в региональные списки охраняемых растений Архангельской обл., Коми АССР и Урала, а также виды, находящиеся на границе ареала или в отрыве от него.

Выходы мергелей в долине р. Мезень находятся в зоне интенсивного антропогенного воздействия и деградируют. Наиболее активно влияет на растительный покров выпас скота, а также хозяйственная деятельность в виде захламления выходов мергелей металлоломом и отбросами судоремонтного предприятия. В связи с этим растительный покров обнажений претерпевает изменения и редкие виды хотя и занимают пока свои позиции в сложении растительного покрова, но как менее устойчивые в силу нахождения их на границе ареала могут погибнуть. Не вызывает сомнений, что растительные сообщества в долине р. Мезень, и особенно в устье р. Вашки, требуют охраны и включения их в «Красную книгу редких и исчезающих растительных сообществ», поэтому наряду с предложенными районами заказников «Белощелье» и «Усть-Четлас» на территории Лешуконского р-на Архангельской обл. с реликтово-скальным флористическим комплексом на известняковых склонах Мезенской Пижмы (Лащенкова, Железнова, 1982; Лащенкова, Непомилуева, 1982) необходимо создать заказник или памятник природы и в устье р. Вашки, где мергелистые обнажения выходят на поверхность.

ЛИТЕРАТУРА

Горбачев Б. Н., *Луценко А. И.*, *Абрамова Т. И.* К флоре мергелистых обнажений Ворошиловградской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 2, с. 106—116. — *Горчаковский П. Л.*, *Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с. — *Кирпичников М. А.* Заметка о флоре известняков по реке Белой Кедве. — Бот. журн., 1947, т. 32, № 5, с. 197—199. — *Кожевников Ю. П.* Основные этапы становления современной флоры Беломорско-Кулойского плато. — В кн.: Биол. пробл. Севера, 9-й симп. Тез. докл., ч. I. Сыктывкар, 1981, с. 26. — *Кожевников Ю. П.* Кальцефилия растений Беломорско-Кулойского плато. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 152—161. — *Кулиев А. Н.* Растительность выходов известняков долины реки Воркуты. — В кн.: Охрана редких растений и фитоценозов. М., 1980, с. 15—21. — *Кулиев А. Н.*, *Старков В. Г.* О некоторых редких сообществах Полярного Урала. — В кн.: Охрана редких растительных сообществ. М., 1982, с. 17—23. — *Лащенкова А. Н.* Растительность долины нижней и средней Адьзвы и известняковых отложений Пымвашора и Юнкошора. — Изв. Коми фил. ВГО СССР, 1962, № 7, с. 74—83. — *Лащенкова А. Н.* О флоре скальных обнажений реки Мезенская Пижма. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 3, с. 418—420. — *Лащенкова А. Н.*, *Железнова Г. В.* Растения. — В кн.: Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар, 1982, с. 38—109. — *Лащенкова А. Н.*, *Непомилуева Н. И.* Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1982, № 56, с. 28—36. — *Лащенкова А. Н.*, *Улле З. Г.* К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1978, № 39, с. 51—60. — *Сергиенко В. Г.* К флоре острова Моржовец (Белое море). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 2, с. 207—211. — *Стойко С. М.* Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1574—1583. — *Толмачев А. И.* О характере арктоальпийских и некоторых локально связанных с ними элементов флоры в районах рек Пинеги и Сотки. — В кн.: Материалы по истории развития флор европейского Севера СССР. Архангельск. Изд-во Главсевморпути, 1938, с. 5—43. — *Федоровы Ал. А.* и *Ан. А.* К вопросу о реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры. — Тр. Лен. об-ва естествоисп., 1929, т. 9, вып. 3, с. 55—102. — *Шмидт В. М.*, *Сергиенко В. Г.* Материалы к изучению Беломорско-Мезенских конкретных флор. I. Систематический состав. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1984, № 21, с. 48—55. — *Шмидт В. М.*, *Симачева Е. В.* Материалы к охране флоры Архангельской области. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1984, № 9, с. 50—54. — *Юдин Ю. П.* Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 493—571.

Ленинградский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 20 IV 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316 7 : 582.4/.9 : 635.965.285.3 (571.1/.5)

Н. В. Фризен

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ALLIACEAE* ИЗ СИБИРИ

N. W. FRIESEN. CHROMOSOME NUMBERS OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *ALLIACEAE* FROM SIBERIA

Все перечисленные ниже гербарные образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, г. Новосибирск (NS).

Allium altaicum Pall., **2n=16.** Алтай, Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, р. Кучерла, Фризен, 1984 г., № 3567.

A. angulosum L., **2n=16.** Новосибирская обл., Краснозерский р-н, р. Карасук, Павлова, 1975 г.

A. amblyophyllum Kar. et Kir., **2n=16.** КазССР: Семипалатинская обл., хр. Тарбагатай, окр. оз. Кок-Коль, Черемушкина, 1980 г.: Алма-Атинская обл. хр. Заилийский Алатау, урочище Каскелен, Черемушкина, 1981 г.

A. amphibolum Ledeb., **2n=16.** Бурятия: хр. Мунку-Сардык, плато Нуху-Дабан, верховье р. Белый Иркут, Фризен, 1980 г., № 68; хр. Тункинский, верховье р. Кынгерги, Фризен, 1980 г., № 551. **2n=48.** Алтай, хр. Семинский, гора Сарлык, Фризен, 1984 г., № 2715.

A. bogdoicolum Regel, **2n=32.** Алтай: плато Укок, окр. рудника Новые Калгуты, Фризен, 1982 г., № 59, 60, 67; хр. Южно-Чуйский, р. Тархата, Фризен, 1982 г., № 72.

A. chamarense M. Ivanova, **2n=16.** Иркутская обл., Усольский р-н, устье р. Белой, Фризен, 1983 г., № 53.

A. clathratum Ledeb., **2n=16.** Алтай: Усть-Канский р-н, окр. с. Усть-Кан, Фризен, 1984 г.; Шебалинский р-н, окр. пос. Чемал, Фризен, 1984 г., **2n=32.** Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Чемал, Фризен, 1984 г. Тува, Улуг-Хемский р-н, окр. пос. Новый Шагонар, Фризен, 1983 г., № 40.

A. flavidum Ledeb., **2n=16.** Алтайский край: Курьинский р-н, гора Синюха, Шмаков, 1980 г.; Чарышский р-н, хр. Коргонский, верховье р. Сентелек, Фризен, 1984 г., № 3836; Усть-Коксинский р-н, хр. Холзун, верховье р. Банной, Фризен, 1984 г., № 3373; там же, хр. Катунский, бассейн р. Кучерла, окр. метеостанции Кара-Тюрек, Фризен, 1984 г., № 3551.

A. globosum Bieb. ex Redouté, **2n=16.** Алтайский край: Локтевский р-н, окр. с. Локоть, Фризен, 1984 г., № 8, 9; там же, окр. с. Гилево, Фризен, 1983 г.; Краснощековский р-н, с. Карповка, р. Чарыш, Колесникова, 1980 г.; Усть-Коксинский р-н, р. Кучерла, 10 км от устья, Фризен, 1984 г., № 3565.

A. karelinii Poljak., **2n=32.** КазССР, Семипалатинская обл., хр. Тарбагатай, окр. оз. Кок-Коль, Черемушкина, 1980.

A. ledebourianum Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Алтайский край: Чарышский р-н, хр. Коргонский, верховье р. Сентелек, Малышев, 1984 г.; Усть-Коксинский р-н, хр. Холзун, верховье р. Банной, Фризен, 1984 г., № 2963.

A. microdictyon Prokh., **2n=16.** Алтайский край, Чарышский р-н, хр. Коргонский, верховье р. Сентелек, Фризен, 1984 г., № 3838.

A. nutans L., **2n=32.** Алтайский край: Змеиногорский р-н, окр. с. Саввушка, Фризен, 1983 г.; Угловский р-н, окр. дер. Беленькой, Фризен, 1983 г., № 10;

Шебалинский р-н, р. Катунь, окр. с. Усть-Сема, Фризен, 1982 г., там же, окр. с. Чемал, Фризен, 1984 г., № 2314; Усть-Коксинский р-н, хр. Холзун, верховье р. Банной, Малышев, Зуев, 1984 г., № 2961; там же, хр. Катунский, р. Кучерла, 10 км от устья, Фризен, 1984 г., № 3564. Тува, Бай-Тайгинский р-н, окр. оз. Кара-Холь, Фризен, 1983 г., № 30, 32.

A. obliquum L., **2n=16.** Новосибирск, окр. Академгородка, Фризен, 1982 г.

A. platyspathum Schrenk, **2n=16.** Алтай, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Тюнгур, Красников, 1983 г. КазССР, Семипалатинская обл., хр. Тарбагатай, окр. оз. Кок-Коль, Черемушкина, 1980 г.

A. pumilum Vved., **2n=16.** Алтай, Усть-Коксинский р-н: хр. Холзун, истоки р. Банной, Фризен, 1984 г., № 2993; хр. Теректинский, истоки р. Костахта, Фризен, 1984 г., № 3397.

A. ramosum L., **2n=32.** Новосибирская обл., Ордынский р-н, окр. с. Усть-Алеус, Фризен, 1984 г., № 3901.

A. rubens Schrad. ex Willd., **2n=16.** Алтай: Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, р. Кучерла, 10 км от устья, Фризен, 1984 г., № 3558; Усть-Канский р-н, окр. с. Усть-Кан, Фризен, 1984 г., № 3573.

A. schoenoprasum L., **2n=16.** Алтайский край: Усть-Коксинский р-н, хр. Холзун, верховье р. Банной, Фризен, № 1, 2, 3; хр. Теректинский, верховье р. Костахта, Фризен, 1984 г., № 3282; хр. Катунский, р. Кучерла, окр. метеостанции Кара-Тюрек, Фризен. Чарышский р-н, хр. Коргонский, верховье р. Сентелек, Фризен, 1984 г., № 3774. **2n=32.** Алтай, Телецкое озеро, Камгинский залив, Золотухин, 1980 г.

A. schischkinii K. Sobol., **2n=16.** Тува, Монгун-Тайгинский р-н, среднее течение р. Моген-Бурен, Фризен, 1982 г., № 42.

A. senescens L. s. l., **2n=16.** Алтай: хр. Чихачева, р. Бар-Бургазы, Фризен, 1982 г., № 39; хр. Курайский, перевал Кызыл-Шин, Фризен, 1982 г. Тува: Монгун-Тайгинский р-н, окр. с. Кызыл-Хая, Фризен, 1982 г., № 46, 48; там же, хр. Чихачева, гора Эрэн-Карагач, Фризен, 1982 г., № 51; Барун-Хемский р-н, р. Алаш, близ тракта Абаза—Ак-Довурак, Фризен, 1983 г. **2n=32.** Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Тунка, Фризен, 1983 г. Читинская обл., окр. курорта Дарасун, Симагин, 1983 г. **2n=48.** Иркутская обл., Ольхонский р-н, р. Сарма, Фризен, 1983 г., № 66. Бурятия, Верхне-Ангарская долина, пос. Кумора, Иванова, 1977 г.

A. splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Иркутская обл., Тулунский р-н, с. Ишидей, Киселева, 1979 г.; Бурятия, Тункинская долина, р. Кынгерга, близ с. Аршан, Фризен, 1980 г. **2n=32.** Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, мыс Хобой, Фризен, 1983 г.; Якутия; Орджоникидзевский р-н, окр. с. Качикатцы, Большаков, 1982 г.; Алданский р-н, пос. Верхняя Амга, Власова, 1982 г.

A. stellerianum Willd. s. l., **2n=16.** Хакасия: р. Белый Июс, в 10 км ниже с. Беренжак, Фризен, 1983 г.; р. Сарала, в 5 км ниже пос. Приисковый, Фризен, 1983 г. Тува: Бай-Тайгинский р-н, окр. оз. Кара-Холь, Фризен, 1983 г. **2n=16+0—4B.** Тува, Монгун-Тайгинский р-н, окр. с. Кызыл-Хая, Фризен, 1982 г., № 50. **2n=32.** Иркутская обл.: Усольский р-н, устье р. Белой, Фризен, 1983 г., № 51; Ольхонский р-н, окр. с. Косая Степь, Фризен, 1983 г., № 54. Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Турунтаево, Фризен, 1980 г., № 50. Якутия, Орджоникидзевский р-н, окр. с. Качикатцы, Большаков, 1982 г.

A. strictum Schrad. s. l., **2n=16.** Иркутская обл., Ольхонский р-н, с. Сарма, Фризен, 1983 г., № 65. **2n=32.** КазССР, Павлодарская обл., Шербактинский р-н, с. Сосновка, Фризен, 1983 г. Алтай, Кош-Агачский р-н: хр. Чихачева, р. Юстыд, Фризен, 1982 г., № 70; Чуйская степь, окр. пос. Ташанта, Фризен, 1982 г., № 25; хр. Южно-Чуйский, р. Тархата, Фризен, 1982 г., № 29, 31, 32, 35. Тува: Монгун-Тайгинский р-н, р. Моген-Бурен, в среднем течении, Фризен, 1982 г., № 44; там же, окр. с. Кызыл-Хая, Фризен, 1982 г., № 54, 55, 56; Бай-Тайгинский р-н, Алашское нагорье, окр. оз. Кара-Холь, Фризен, 1983 г. Красноярский край: Байкитский р-н, р. Подкаменная Тунгуска, окр. с. Кузьмовка, Большаков, 1980 г.; Хакасия, хр. Кузнецкий Алатау, р. Сарала, окр. пос. Приисковый, Фризен, 1983 г., № 16; там же, р. Белый Июс, 10 км ниже с. Беренжак, Фризен, 1983 г. П-ов Камчатка, вулкан Авача, Малышев, 1982 г. **2n=40.**

Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Курайский, р. Туерык, Фризен, 1982 г., № 26. Тува, Монгун-Тайгинский р-н, р. Моген-Бурен, в среднем течении, Фризен, 1982 г., № 45. Иркутская обл., окр. г. Усть-Илимска, Чепурнов, 1982 г. **2n=48.** Алтайский край: Змеиногорский р-н, окр. с. Саввушка, Фризен, 1983 г.; Чарышский р-н, хр. Коргонский, верховье р. Сентелек, Фризен, 1984 г.; Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, среднее течение р. Кучерла, Фризен, 1984 г.

A. tulipifolium Ledeb., **2n=16+1B.** Алтайский край, Локтевский р-н, окр. с. Гилево, Фризен, 1983 г.

A. tytthocephalum Schult. et Schult. fil., **2n=32.** Алтай,,Алтайский государственный заповедник: хр. Шапшальский, р. Итыкуль-бажи Золотухин, 1980 г.; район р. Тушкем, верховье р. Бэнэлок, Золотухин, 1980 г.

A. ubsicolum Regel, **2n=32.** Алтай: Кош-Агачский р-н, окр. пос. Ташанта, Фризен, 1982 г.; там же, хр. Сайлюгем, р. Уландрык, Фризен, 1982 г.; там же, хр. Сайлюгем, р. Уландрык, Фризен, 1982 г., № 20.

A. vodopjanovae N. Friesen, **2n=16.** Алтай: Кош-Агачский р-н, 30 км южнее пос. Кош-Агач, Фризен, 1982 г.; там же, окр. пос. Ташанта, Фризен, 1982 г.; там же, хр. Курайский, урочище Тобожок, Фризен, 1982 г.; Усть-Канский р-н, р. Кырлык, 10 км выше с. Кырлык, Фризен, 1984 г. Тува: Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, окр. с. Кызыл-Хая, Фризен, 1982 г., № 52; Овюрский р-н, окр. пос. Саглы, Данилов, 1977 г.; Пий-Хемский р-н, окр. г. Туран, Фризен, 1983 г. Хакасия, Кузнецкий Алатау, р. Белый Июс, 10 км ниже с. Беренжак, Фризен, 1983 г.

Calloscordum neriniflorum Herbert., **2n=16+1B.** Читинская обл., Могойтуйский р-н, окр. пос. Дацан, Зуев, 1983 г.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 20 XI 1984.

УДК 511.1 : 576.312.32/38 : 582.998

Бот. журн., т. 71, № 1

А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ *TARAXACUM OFFICINALE* (*ASTERACEAE*) ИЗ КУРГАНСКОЙ, ОМСКОЙ И ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS OF *TARAXACUM OFFICINALE* (*ASTERACEAE*) FROM KURGAN, OMSK AND TUMEN REGIONS

2n=24. Курганская обл. Курганский р-н: окр. г. Кургана, Красников, 1984 г., № 60-1;[1] окр. дер. Лесниково, Ломоносова, Красников, 1984 г., № 65-1; Лебяжинский р-н; окр. дер. Кукушкино, Красников, 1984 г., № 59А-1; окр. дер. Лебяжье, Красников, Бубнова, 1984 г., № 58А-1; Макушинский р-н, окр. дер. Макушино, Красников, 1984 г., № 81-1; Петуховский р-н; окр. дер. Горбунечное, Красников, Зуев, 1984 г., № 73-1; окр. дер. Зотово, Красников, Соловьева, 1984 г., № 75-1; окр. дер. Утганское, Ломоносова, Бубнова, 1984 г., № 72-1; Шумихинский р-н: окр. дер. Назарово, Красников, Бубнова, 1984 г., № 76А-1; окр. дер. Угловое, Красников, 1984 г., № 80-1; окр. с. Шумиха, Красников, Бубнова, 1984 г., № 79-1. Омская область: окр. г. Омска. Красников, 1984 г., № 44-2; Иртышский р-н, окр. дер. Бердниково, Красников, Бубнова, 1984 г., № 31-2; Крутинский р-н, окр. дер. Китермы, Бубнова, Соловьева, 1984 г., № 30-1; Москаленский р-н; окр. дер. Москаленки, Ломоносова, Бубнова, 1984 г., № 34-1; окр. дер. Татьяновки, Ломоносова, Бубнова,

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада (NS).

1984 г., № 33-1; Омский р-н, окр. дер. Красная Горка, Красников, 1984 г., № 29-1; Тюкалинский р-н, окр. дер. Малиновки, Красников, 1984 г., № 28-1; Черлакский р-н, окр. дер. Елизаветинки, Красников, Бубнова, 1984 г., № 41-1; Щербакульский р-н; окр. дер. Бабеж, Ломоносова, 1984 г., № 38-1; окр. дер. Гладкое, Ломоносова, Соловьева, 1984 г., № 37-2. Тюменская обл., Абатский р-н: окр. дер. Старовяткино, Красников, Бубнова, 1984 г., № 16-1; в 8 км от пос. Абатский, в сторону с. Крутинка, Красников, Бубнова, 1984 г., № 17-1; Голышмановский р-н: окр. дер. Гладилово, Красников, Бубнова, 1984 г., № 22-1; окр. дер. Кутырево, Красников, Бубнова, 1984 г., № 23-2; Ишимский р-н, окр. г. Ишим, Красников, 1984 г., № 11-1; Омутинский р-н, окр. дер. Новая Деревня, Красников, 1984 г., № 4-1; Ялуторовский р-н: окр. г. Ялуторовска, Красников, Бубнова, 1984 г., № 18-1; окр. дер. Сингуль, Красников, 1984 г., № 7-1.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 IV 1985.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : (582.89+582.675)(571.1/.5)

Бот. журн., т. 71, № 1

А. А. Красников, Д. Н. Шауло

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *APIACEAE* И *RANUNCULACEAE* ЮГА СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, D. N. SCHAULO.

CHROMOSOME NUMBERS OF SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *APIACEAE* AND *RANUNCULACEAE* FROM THE SOUTH OF SIBERIA

Apiaceae

Angelica sylvestris L., 2n=22. Тува, Куртушибинский хр., долина р. Ожу, Шауло, Донгак, 1978 г., № 270.[1]

A. decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch., 2n=22. Тува, Куртушибинский хр., верховье р. Стерлик, Шауло, Донгак, 1978 г., № 269.

Carum carvi L., 2n=22. Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Сизим, Шауло, Абакумова, 1978 г., № 310.

Peucedanum salinum Pall. ex Spreng., 2n=22. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 79; Тува, Куртушибинский хр., долина р. Ожу, Шауло, Донгак, 1978 г., № 272.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb., 2n=22. Тува, Куртушибинский хр., верховье р. Стерлик, Шауло, Красников, 1978 г., № 283.

Sajania monstrosa (Willd. ex Spreng.) M. Pimen., 2n=22. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 77; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, Манеев, 1982 г., № 69; Тува: Куртушибинский хр., верховье р. Стерлик, Шауло, Донгак, 1978 г., № 313; Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-тей, Красников, Манеев, 1980 г., № 107.

Schulzia crinita (Pall.) Spreng., 2n=22. Тува: Куртушибинский хр., верховье р. Стерлик, Шауло, Абакумова, 1978 г., № 273; Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-тей, Красников, Манеев, 1980 г., № 108;

Seseli condensatum (L.) Reichenb. fil., 2n=22. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Буйлюгем в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 63.

---

[1] Образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS).

Ranunculaceae

Aconitum altaicum Steinb., 2n=32. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 22; долина р. Буйлюгем, Красников, Манеев, 1982 г., № 24; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 44.

A. baicalense Turcz. ex Rapaics, 2n=32. Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Сизим, Шауло, Красников, 1978 г., № 394.

A. barbatum Pers., 2n=16. Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Сизим, Шауло, Красников, 1978 г., № 342.

A. decipiens Worosch. et Anfalov, 2n=16. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Текелю, Красников, Манеев, 1981 г., № 122; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 45; западный склон хр. Кожалю, Красников, 1981 г., № 124.

A. sajanense Kumin., 2n=16. Тува, Куртушибинский хр., верховье р. Стерлик, Шауло, Абакумова, 1978 г., № 386.

Delphinium elatum L., 2n=24. Тува, Каа-Хемский р-н, окр. с. Сизим, Шауло, Красников, 1978 г., № 341. 2n=32. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 41.

Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb., 2n=14. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 18.

Ranunculus altaicus Laxm., 2n=16. Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Джеты-тей, Красников, Манеев, 1980 г., № 105.

R. gmelinii DC., 2n=16. Тува, Куртушибинский хр., долина р. Ожу, Шауло, Донгак, 1978 г., № 328.

R. monophyllus Ovcz., 2n=32. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Текелю в среднем течении, Красников, Манеев, 1981 г., № 118.

R. natans C. A. Mey., 2n=16. Алтай, Кош-Агачский р-н: окр. с. Кош-Агач, Красников, 1982 г., № 9; окр. с. Ташанта, Красников, 1982 г., № 7; долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 8; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 1; западный склон хр. Кожалю, Красников, 1981 г., № 113; Тува, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате в 2 км выше устья, Красников, Манеев, Шеин, 1980 г., № 117. 2n=32. Тува, Куртушибинский хр., долина р. Ожу, Шауло, Донгак, 1978 г., № 327.

R. sceleratus L., 2n=64. Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, Красников, 1982 г., № 17.

Thalictrum alpinum L., 2n=14. Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Текелю, Красников, Манеев, 1981 г., № 122.

Th. foetidum L., 2n=14. Алтай, Кош-Агачский р-н: окр. с. Ташанта, Красников, 1982 г., № 16; долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 14; долина р. Буйлюгем, Красников, Манеев, 1982 г., № 119; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 11.

Trollius asiaticus L., 2n=16. Алтай, Кош-Агачский р-н: долина р. Бар-Бургазы в среднем течении, Красников, Манеев, 1982 г., № 13; долина р. Буйлюгем, Красников, Манеев, 1982 г., № 12; долина р. Юстыд в 3 км выше оз. Хиндиктиг-Холь, Красников, 1982 г., № 17.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 8 IV 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2.03

Т. А. Работнов. Луговедение. — М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с. Т. 2500. Ц. 1 р. 10 к.

K. E. KONONOV, B. M. MIRKIN, *T. A. RABOTNOV.*
GRASS-LAND SCIENCE. 1984

Р. Уиттекер (Whittaker, 1962) сформулировал положение о так называемой экологии экологов как отражении некоего «эффекта запечатления» у исследователей от встречи с теми объектами, при изучении которых первоначально формировались принципы научной школы.

Фитоценология СССР, по Уиттекеру, входит в ареал северной традиции как испытавшей эффект запечатления особенностей лесных сообществ. Принципы их организации были перенесены и на травяные сообщества. Среди тех, кто обосновал специфику луговых сообществ и показал их принципиальные отличия от лесов, следует особо отметить двух ученых — Л. Г. Раменского и автора настоящей монографии Т. А. Работнова.

Рецензируемое «Луговедение» — второе издание. Первое издание книги было выпущено в 1974 г., поэтому прежде всего будет полезным сопоставить эти два издания.

Во-первых, второе издание более лаконично — оно меньше первого на 65 с. Увы, это сокращение объема не приходится оценивать как достоинство, так как автору пришлось опустить две первые главы, которые были в первом издании: «Что считать лугом»? и «Происхождение лугов». Обе главы, в особенности первая, содержали очень много интересных и оригинальных мыслей. Во-вторых, в целом во втором издании более четкой стала общая структура книги. Некоторые главы первого издания во втором объединены (так, слиянием V и VI глав издания получена глава III второго издания о биокомпонентах луговых биогеоценозов. В то же время стали самостоятельными главами разделы об экологии луговых растений и экологических условиях существования луговых биогеоценозов и о взаимоотношениях растений в луговых сообществах (главы IV и V).

Более стройно распределен в книге и материал о динамике луговой растительности — обратимые ее формы описаны в главе VI, посвященной организации луговых сообществ, а необратимые выделены в отдельную главу VII «Смены фитоценозов во времени (сукцессии)». Наконец, весь текст книги практически заново переработан и дополнен ссылками на новейшую литературу, в него включены портреты крупнейших луговедов — А. П. Шенникова, С. П. Смелова, Г. Элленберга, Л. Г. Раменского, В. Р. Вильямса.

Перед обзором содержания глав монографии рецензенты считают нужным возразить Работнову по одному весьма принципиальному (хотя и терминологическому) вопросу. Было бы, с нашей точки зрения, лучше пользоваться понятием «экосистема», а не «биогеоценоз», так как, с одной стороны, «экосистема» — термин международный, а интернационализация языка является общей тенденцией развития не только фитоценологии, но и всей современной науки. С другой стороны, В. Н. Сукачев предложил понятие «биогеоценоз» для отражения конкретных природных комплексов, масштаб которых соответствует масштабу фитоценозов. Таким образом, внутри одного биогеоценоза не может быть двух фитоценозов, в то время как более широкое понятие «экосистема» вполне допускает это. Работнов понимает биогеоценоз широко и именно как экосистему, так как на с. 18 читаем: «Нередко лесные и болотные виды встречаются лишь в частях луговых биогеоценозов (разрядка наша. — *К. К.* и *Б. М.*), примыкающих к лесу или болоту, откуда они проникают на луга с помощью удлиненных надземных или подземных побегов, примером могут быть вахта, сабельник, ландыш». Совершенно очевидно, что «части биогеоценоза» — это именно разные фитоценозы и, таким образом, оперирование более общим и общепринятым понятием «луговая экосистема» было бы в книге Работнова несравненно более оправданным.

Открывающее книгу краткое «Введение» включает основные идеи, которые в первом издании содержались в упомянутых опущенных главах. Работнов понимает тип луговых биогеоценозов достаточно широко как часть биома злаковников (grasslands) с более или менее обеспеченным режимом увлажнения и одним (зимним) периодом покоя.

Говоря об особенностях луговых биогеоценозов (гл. I), Работнов подчеркивает, что для лугов характерны относительно низкая средообразующая роль доминантов (что и отличает их от леса), отсутствие ветоши — подстилки — в результате ежегодного отчуждения растительной массы и развитые межэкосистемные связи — связь циклов элементов питания луга с аналогичными циклами пашенных сообществ, куда часть извлеченных из луговых биогеоценозов элементов поступает с навозом (приведена поговорка: «Луг — мать поля»). Таким образом, с первых страниц книги ее автор показывает, что применение удобрений является совершенно необходимым элементом культурного луговодства.

Глава II «Косные компоненты луговых биогеоценозов» практически не претерпела существенных изменений во втором издании, хотя ряд положений сформулирован более четко и полно.

Глава III «Биокомпоненты луговых биогеоценозов», как уже отмечалось, включает характеристику как автотрофных, так и гетеротрофных компонентов. Во втором издании, видимо, также по причине общего сокращения объема книги опущены данные о деревьях, кустарниках и лишайниках (а в некоторых луговых экосистемах и эти жизненные формы бывают достаточно важными!). Соответственно глава содержит сведения об автотрофных травах (флористический состав, длительность жизни, способы размножения), бактериях, грибах, цветковых паразитных растениях, животных, мхах и водорослях. Страницы этой главы — едва ли не лучшие в книге, так как здесь знание Работновым биологии, луговых трав и умение увидеть в биологических свойствах растений отражение их отношений к экологическим факторам проявилось наиболее полно. Текст по сравнению с первым изданием дополнен многими новыми данными (например, описанием и фотографией экспериментально полученной кустовой формы корневищного злака костра безостого), в него включены данные из новейшей литературы.

Глава IV «Условия произрастания травяных растений на лугах», как уже отмечалось, отсутствовала в первом издании и выделена из главы V первого издания об автотрофных компонентах луговых биогеоценозов. Однако эта структурная перестройка также неформальна, текст обогащен многими новыми ценными фактами из работ К. А. Куркина (работы этого оригинального исследователя Работнов цитирует особенно часто), Т. К. Горышиной, Л. Н. Алексеенко.

В главе V рассматривается вопрос об основных формах взаимоотношений растений в луговых фитоценозах. В этом случае пересмотр текста во втором издании более глубокий: изменился общий теоретический ракурс видения автором этой сложнейшей проблемы организации сообщества. Работнов с привлечением убедительных фактов, подобранных из литературы, анализирует проблему дифференциации экологических ниш (в первом издании понятие «ниша» вообще отсутствовало). Как и в первом издании, Работнов последовательно и однозначно оценивает аллелопатию в луговых сообществах как третьестепенный фактор, допуская ее существенную роль лишь в случае внедрения в состав лугового сообщества «иноземного» экзота, который эволюционировал независимо от прочих компонентов сообщества. В то же время фактор химических взаимовлияний растений Работнов не отрицает; он, в частности, пишет:

«. . .корневые выделения, однако, могут воздействовать на состав, количественное соотношение и активность ризосферных микроорганизмов, которые влияют на конкурентную способность отдельных видов луговых трав» (с. 110).

Глава VI «Организация луговых фитоценозов» — самая большая в книге (около 100 страниц). Она включает обширный материал о составе сообществ, их пространственной и временной (сезонной и разногодичной) структуре. Изложение материала безупречно в отношении внутренней логики, насыщенности фактическими данными и современности избранной концепции. Как и в первом издании, Работнов последовательно выступает против нарушения областей экстраполяции концепций лесной фитоценологии и подведения луговых сообществ под принципы организации лесов. Он отвергает формальное расчленение лугового сообщества на ярусы (как надземные, так и тем более подземные). Расширен (более чем в 2 раза) раздел о сезонной изменчивости луговых сообществ. Раздел о разногодичных флуктуациях, теория которых разработана Работновым, перешел во второе издание из первого почти без изменений.

Глава VII «Смена фитоценозов во времени», как уже говорилось, выделена из более общей главы первого издания «Динамика луговой растительности». В целом это изменение структуры книги не сопровождалось изменением содержания. По этой главе у рецензентов есть два возражения. Стоит ли, во-первых, при той уничтожающей (и вполне заслуженной!) критике умозрительной концепции дернового процесса Вильямса приводить его фотографию, тем более что в книге всего лишь пять портретов. Во-вторых, разделы о семенном и вегетативном размножении все же тематически в большей мере тяготеют к главе II, где рассмотрена биология луговых трав. Естественно, это «механизмы» сукцессии, но все же лучше их рассмотреть вместе с длительностью жизни и способами размножения луговых растений. В конечном итоге на ход сукцессии влияют любые экологические и биологические особенности видов.

Книгу заключает обширная (50 с.) глава «Влияние на луговые биогеоценозы хозяйственной деятельности человека», которая в первом издании содержала только изложение вопросов о влиянии на луговые экосистемы сенокошения и выпаса. Во втором издании появился новый обширный раздел о влиянии на луга удобрений, причем Работнов широко использовал обобщенные им абсолютно уникальные данные о результатах почти столетнего применения удобрений на Ротамстедской опытной станции. Тщательным образом рассмотрено использование растениями элементов минерального питания, содержащихся в удобрениях, влияние удобрений на условия произрастания растений и структуру луговых сообществ, на отношение луговых трав к тепловому режиму и аэрации почвы. В отдельных разделах рассмотрены вопросы влияния удобрений на гетеротрофные компоненты луговых биогеоценозов и на состав луговых сообществ, которые при многолетнем применении удобрений вследствие процессов перераспределения ниш и различий между объемами реализованных и фундаментальных ниш обедняются видами.

Работнов по существу является автором новой теории действия удобрений на луговые сообщества, так как первым рассмотрел все многообразие прямого и опосредствованного влияния этого сильного экологического фактора на ценотический режим сообщества, его состав и структуру. По этой причине отсутствие этого раздела в первом издании «Луговедения» было существенным недостатком, который исправлен во втором издании.

И в заключение несколько слов об общей оценке новой книги. Безусловно, фитоценологическая литература пополнилась ценной научной монографией, которую с полным основанием Министерство высшего и среднего специального образования СССР рекомендовало в качестве учебника для студентов университетов, обучающихся по специальности «Биология». Спецкурс «Луговедение» читается во многих университетах страны, и учебник Работнова поможет поднять его научный уровень (хотя лектору придется пользоваться другими источниками, чтобы пополнить курс данными о географии и классификации лугов, без которых наука о луге невозможна).

Разумеется, второе издание «Луговедения» Работнова — достаточно сложная книга для студентов, она ориентирована на студента-старшекурсника, который уже способен не учить, а именно изучать научную литературу, выбирая из нее те сведения, которые ему необходимы, и опуская все то, что излишне на данный момент. Об этой необходимости изучать, а не учить луговедение по книге Работнова говорилось и в рецензии на первое издание этой книги (Миркин, 1976). Что же касается сопоставления первого и второго изданий, то рецензенты затрудняются, какому из них отдать предпочтение. По существу мы имеем два ценных и самостоятельных по содержанию научных труда, у каждого из которых свои неоспоримые достоинства. Выход второго издания «Луговедения» Работнова ни в коей мере не обесценивает первого издания этой книги. Обе они долгие годы будут полезны не только студентам, но и советским и зарубежным специалистам, исследующим луговые сообщества и экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М. (рец.). *Т. А. Работнов.* Луговедение, 1974. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 1, с. 139—141. — *Whittaker R. H.* Classification of natural communities. — Biol. Rev., 1962, vol. 26, N 1, 212 p.

К. Е. Кононов, Б. М. Миркин.

Якутский государственный университет,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 1 X 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.542+631.534.6(4)

Бот. журн., т. 71, № 1

Sz. Priszter. Arbores fruticesque Europaea. Vocabularium octolinguis redactum.— Budapest: Akadémiai Kiadó, 1983. 300+41 S. (С. Пристер. Деревья и кустарники Европы. Восьмиязычный словарь. 1983. Будапешт)

O. A. SVIAZEVA. *S. PRISTER.* TREES AND SHRUBS OF EUROPE. 8-LINGUAL DICTIONARY. 1983

Рецензируемый словарь составлен Sz. Priszter, Attila Borhidi, Tibor Simon, István Isépy, Ernő Szily под общей редакцией Sz. Priszter. Он содержит наименования около 1200 видов дикорастущих в Европе деревьев, кустарников и полукустарников на латинском, английском, немецком, французском, венгерском, итальянском, испанском и русском языках — всего более 10 тыс. названий. Словарь состоит из двух частей. В основной части в порядке латинского алфавита перечислены все роды и виды, а также классы, порядки и семейства древесных растений, принятые во «Флоре Европы» («Flora Europaea». Vol. 1—5. Cambridge, 1964—1980). Для каждого из таксонов дано его название на 8 языках. Для родов и видов указано, к какому семейству они относятся, а для каждого вида приведены краткие сведения о его ареале. Кроме того, в основной части еще указаны грамматический род таксона (кроме английского и венгерского языков, где категория рода отсутствует); основные синонимы; условные знаки — квадратик и треугольник, первый из которых означает рекомендуемое название на данном языке, второй — название, которого следует избегать. Во второй части «Словаря» приведены алфавитные указатели растений на каждом из семи языков. В «Предисловии» (на восьми языках) объяснены цель издания, система подачи материала, дан список принятых сокращений. Очень полезен приведенный в конце книги список упомянутых фамилий авторов с указанием дат их жизни. Завершает «Словарь» список использованных источников — их более 90, из которых 10 — на русском языке.

Как указывают составители, словарь такого рода создан впервые. Он включает важную в научном и хозяйственном отношениях группу растений и охватывает большую территорию. Дендрологические и лесоводственные сводки, издаваемые в разных странах, редко наряду с латинскими названиями дают их перевод на другие языки. В то же время в специальной литературе довольно часто упоминаются местные названия растений без латинского перевода, что очень затрудняет пользование такой литературой, поэтому создание «Словаря», дающего перевод латинских названий 1200 видов растений на семь крупнейших европейских языков, очень своевременно и достойно всяческих похвал, ибо составители его проделали огромную работу, собрав воедино большой разрозненный материал.

Особо следует остановиться на приводимых в «Словаре» русских названиях деревьев, кустарников и полукустарников. Они собраны Ernő Szily (ныне покойным) и включают около 1470 наименований, относящихся к 244 родам и 679 видам. Приходится с сожалением отметить, что в русской части «Словаря» много различных огрехов. Отчасти это объясняется выбором литературных источников, среди которых нет основной сводки по древесным растениям СССР — «Деревья и кустарники СССР» (т. 1—6, 1949—1962).

Составитель русской части «Словаря» недостаточно учел тот факт, что в разных районах нашей страны одно и то же растение нередко называется поразному. Перечисление местных названий в рецензируемой работе иногда вызывает недоумение, так как в ней нецелесообразно приводить названия, не употребительные в научной литературе. Составители «Словаря» и сами оговаривают этот момент в «Предисловии», указывая, что для широко известных видов приводится несколько названий «. . .в порядке их важности. Первым всегда фигурирует стандартное название, а затем все прочие, с которыми можно встретиться в специальной литературе. Местные названия, а также устаревшие (прошлого века) не приводятся» (с. 32). Однако этот принцип размещения материала в русской части не всегда выдержан: в «Словарь» попало много местных названий (*Ledum palustre* — багун душистый, багно, болотник, клиповник, душица, розмарин лесной; *Genista tinctoria* — дрочник, желтая краска, желтуха; *Vaccinium vitis-idaea* — боровика, буровика, брусена; *Ephedra distachya* — малина степная и т. д.), и иногда они поставлены на первое место. Оказываются на первом месте и названия синонимов (*Tamarix ramosissima* — гребенщик Эверсманна, *T. smyrnensis* — гребенщик Гогенакера, *Tilia platyphyllos* — липа сердцелистная).

Нередко недоумение вызывает значок, стоящий перед некоторыми русскими названиями и означающий, что именно это название рекомендуется для употребления. Так, «Словарь» рекомендует читателям именовать *Fraxinus excelsior* ясенником, *Genista tinctoria* — желтой краской, *Hedera helix* — микарией, *Ledum palustre* — багно, *Tamarix ramosissima* — бусерником и др. Непонятно, почему предпочтение отдано именно этим народным, часто узколокальным названиям. Или почему *Arctostaphylos uva-ursi*, растение широко известное в научной литературе и в народе как толокнянка, рекомендуется называть медвежьим виноградом, *Vaccinium vitis-idaea* — буровикой, *V. uliginosum* — дурихой?

Название «дрок английский» относится в «Словаре» к двум видам разных родов: *Genista anglica* и *Ulex europaeus*, причем именно для второго вида оно рекомендуется к употреблению, тогда как в русской ботанической литературе принято называть так первый вид, а *U. europaeus* — это улекс европейский, или английский дрок (а не дрок английский). Вереском в «Словаре» рекомендуется именовать виды рода *Erica*, хотя у нас с этим названием связан род *Calluna*.

В ряде случаев в «Словаре» даны неправильные переводы латинских названий: род *Daphne* — волчеягодник лавролистный, *Clematis vitalba* и *C. viticella* имеют одно название — ломонос виноградолистный, *Cotoneaster nummularia* — кизильник кистецветный, *Quercus suber* — дуб каштановый (наряду с дубом пробковым), *Cistus salvifolius* — ладанник иволистный (наряду с ладанником шалфеелистным) и др.

E. Szily нередко нарушает унифицированный в русской научной ботанической литературе перевод родовых названий, приводя, например, виды рода *Anthirrinum* то под названием «антиринум», то «львиный зев», причем рекомендует к употреблению для одного вида первое название рода, а для другого — второе. То же самое сделано в родах *Cornus*, *Arceutobium*, *Ephedra*, *Halocnemum*, *Halostachys*, *Iberis*, *Laburnum*, *Salvia* и др.

Перечисление вызывающих недоумение русских названий можно продолжить. Это, естественно, отражается на качестве русской части «Словаря». Ошибки составителя отчасти извинительны и объяснимы, если учесть, что и в некоторых источниках на русском языке нет полного единообразия в названиях.

Все вышесказанное не умаляет огромной работы, проведенной составителями «Словаря». Учитывая, что для ботаников, лесоводов, интродукторов нашей страны перевод латинских названий на русский язык не составляет проблемы при наличии таких изданий, как «Флора СССР», «Деревья и кустарники СССР», региональные флоры и определители, рецензируемый «Словарь» будет безусловно полезен для выяснения названий древесных растений на шести других европейских языках, в чем нередко возникает необходимость.

В заключение хочется выразить надежду, что в будущем, при переиздании словаря «Деревья и кустарники Европы» составители учтут и исправят ошибки и опечатки, встречающиеся в его русской части.

О. А. Связева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 III 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.582.738

Бот. журн., т. 71, № 1

J. Unk. Abab Phaseolus vulgaris. — Budapest: Akádemiai Kiadó, 1984. 345 p. (**Я. Унк. Фасоль.** Будапешт, 1984)

G. P. YAKOVLEV (*A REVIEW*)

Автор книги, которая могла бы быть названа «Все о фасоли», — известный венгерский специалист по зернобобовым J. Unk. Книга, несомненно, рассчитана только на «внутреннего» читателя и полностью написана на венгерском языке.

Не менее двух третей книги адресовано «прикладникам». «Классические» ботаники найдут для себя в книге очень немного, ибо приводимые общие сведения по систематике, морфологии и анатомии фасоли, ее происхождению и родственным связям по большей части компилятивны и основываются преимущественно на устаревших работах 60-х годов. Последнее замечание относится только к материалам первых трех глав, названных соответственно «Распространение фасоли», «Таксономия и ботаническое описание» и «Физиология фасоли».

Автор сообщает об истории культуры фасоли, ее родине, ближайших дикорастущих родичах, приводит сведения по строению стебля, корня, цветков и семян растения. Рассказывает о ритмах прорастания, биологии цветения и связи между пищевым качеством семян и незрелых бобов и их анатомическим строением. Бóльшая часть этих данных неоригинальна, известна из других источников и не заслуживает обстоятельного разбора. Упомяну лишь для лиц, читающих соответствующие курсы, что в 1980 г. под фасолью было занято 25 241 000 га, с которых получено 14 578 000 т продукции. Наиболее широко фасоль культивируется в Азии (14 326 000 га) и Северной Америке (5 026 000 га), менее всего — в Австралии и Океании (по 4000 га) (данные в книге взяты из ежегодника FAO за 1980 г.).

Материалы четвертой и пятой глав значительно более оригинальны, написаны преимущественно на основе собственных наблюдений автора и основываются главным образом на венгерском опыте. Главы соответственно называются «Рост фасоли» и «Улучшение культуры и культивары фасоли». Они разбиты на большое число разделов. Полное их перечисление здесь не имеет смысла, но отдельные разделы, точнее их содержание, должны быть упомянуты.

Так, в четвертой главе приводятся сведения о подготовке семенного материала, участии фасоли в основных типах севооборотов, потребности в поливе, методах культивирования, потребностях в пестицидах, болезнях культурных растений, уборке (большой детализированный раздел) и хранении семян.

Последняя, пятая глава содержит данные по сортовому материалу, используемому для имбридинга, и список главнейших культиваров, наиболее часто встречающихся в Венгрии.

Завершается монография именным и предметным указателями.

Г. П. Яковлев.

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Получено 2 IV 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 57

Бот. журн., т. 71, № 1

Д. И. Трайтак, Н. И. Клинковская, В. А. Карьенов, С. И. Балуев. Биология. Справочные материалы. Учебное пособие для учащихся. — М.: Просвещение, 1983, 208 с. Т. 514 000. Ц. 85 к.

B. M. MIRKIN. *D. I. TRAITAK, N. I. KLINKOVSKAYA, V. A. KARYENOV, S. I. BALUYEV.* BIOLOGY, REFERENCE MATERIALS. A TEXTBOOK FOR PUPILS. 1983

Реформа средней школы призвана сделать процесс обучения более эффективным. Школьник должен получать знания в меньшем объеме, чем получает сейчас, но в большем соответствии с основополагающими концепциями современной науки, что позволит ему при необходимости легко детализировать биологические знания в зависимости от избранной профессии. Предстоит процесс «адаптации» современной науки для средней школы, что потребует соединения усилий наиболее эрудированных представителей конкретных наук и методистов. Насколько необходим этот союз, очевидно из содержания рецензируемых «Справочных материалов». Однако прежде чем рассматривать содержание книги, следует обратиться к публикациям основного органа Министерства просвещения СССР по вопросам преподавания биологических предметов в школе — журналу «Биология в школе», чтобы показать, как целенаправленно это издание занимается вопросом повышения уровня их преподавания.

Постоянно на страницах журнала выступает один из ведущих советских ботаников Т. И. Серебрякова. Совместно с коллегами из Московского государственного педагогического института им. Ленина О. Б. Михалевской, З. В. Васильевой, Н. И. Шориной, Т. М. Покровской, М. А. Гуленковой, Л. А. Жуковой, Т. Г. Соколовой, И. В. Плотниковой и др. Т. И. Серебрякова высказала ряд критических замечаний по проекту программы по биологии для средней школы (Серебрякова и др., 1979). Были опубликованы солидные статьи по вопросам о строении семени (Серебрякова, 1977), о побеге (Серебрякова, 1980), зародыше (Серебрякова, Гупало, 1984). Во всех этих работах содержались конкретные рекомендации для преподавателей биологии.

В журнале была напечатана специальная статья М. А. Гуленковой и А. И. Никишова (1963) «О некоторых типичных ошибках в знаниях абитуриентов, выявленных на вступительных экзаменах по биологии», которая показала, сколь неблагополучно обстоит дело с преподаванием ботаники в школе. Стоит привести несколько цитат из этой содержательной статьи: «Анализируя качество знаний абитуриентов по изучаемым в школе биологическим дисциплинам, экзаменаторы единодушно отмечают более слабое знание курса ботаники, особенно материала тем «Семя», «Корень», «Лист» и «Стебель». . . Некоторые абитуриенты утверждали, что однодольные отличаются от двудольных наличием эндосперма. . ., не различали понятия «корневая система» и «корень», поэтому, отвечая на вопросы по теме «Корень», допускали выражения типа «стержневой корень», «мочковатый корень». . . Многие абитуриенты неправильно применяли понятия «стебель» и «побег», что свидетельствует о том, что эти понятия у них не сформированы. Например, в ответах на вопрос о развитии вегетативных почек можно было услышать, что при их раскрытии появляются не побеги, что имеет место на самом деле, а листья. . . Ряд поступавших не имели правильного представления о проводящих элементах луба, об особенностях строения образующих их клеток (называли их сосудами), о передвижении веществ по сосудам древесины. . . Некоторые абитуриенты, описывая корневище, клубень и луковицу, называли их видоизмененными стеблями, а не побегами. . ., не могли дать правильное определение ткани, не имели четкого представления о видах растительных тканей, их строении и функциях. . . Имелись пробелы в знаниях абитуриентов об основных группах растений. . . Многие затруднялись назвать преимущества цветковых растений перед голосеменными, характерные признаки классов двудольных и однодольных растений» (с. 50—51). И далее: «Самый распространенный недостаток в ответах по всем изученным в школе биологическим дисциплинам — неумение четко формулировать мысли, логически излагать материал, выделять главное, объяснять биологический смысл раскрываемых явлений, устанавливать связь научных достижений с практикой» (с. 53).

Таким образом, необходимость нового современного пособия по биологии логически вытекала из той целенаправленной работы, которую проводит журнал «Биология в школе» по созданию современного курса ботаники. С большим удовлетворением биологи школы восприняли статью научного редактора издательства «Просвещение» Н. В. Королевой (1983) о подготовке рецензируемой книги. Ею, в частности, отмечалось: «Назначение „Справочных материалов“ (кратких сведений по предмету) заключается в подаче информации — в предельно сжатой, четкой и удобной форме — для самостоятельной проработки учащимися. . . В пособии на ином, более высоком уровне структурируется материал, определенный учебной программой. . ., сведения даны предельно кратко, но достаточно ясно и логически стройно» (с. 68). И далее: «Авторский коллектив, редакция биологии и химии вместе с художественной редакцией и группой по проблемам школьных учебников издательства „Просвещение“ приложили много усилий, чтобы новое пособие по праву вошло в учебный комплекс по биологии» (с. 69).

Однако ожидания, увы, оказались обманутыми. «Справочные материалы» не только не помогут исправить типичные ошибки, о которых писали М. А. Гуленкова и А. И. Никишов, но напротив, усугубят то неблагополучное положение, в котором сегодня находится ботаника в средней школе. Как ни парадоксально, авторы «Справочных материалов» не учли все выступления Т. И. Серебряковой в журнале Министерства просвещения СССР, не говоря уже о том, что они не пытались познакомиться с академическими ботаническими изданиями, в которых последние годы было опубликовано много новейшей информации.

Ниже рассмотрим только те разделы «Справочных материалов», которые касаются ботаники и лежат как в сфере компетенции автора, так и в русле интересов «Ботанического журнала».

Излагая общие вопросы ботаники, авторы «Справочных материалов» придерживаются так называемой железной триады и пишут: «. . .все они (т. е. растения. — *Б. М.*) имеют органы: вегетативные (от лат. «вегетативус» — растительный) — корень, лист, стебель. . .» (с. 6). Далее сообщается о том, что существует «. . .конус нарастания стебля. . .» (с. 6). Стебель получает следующее определение: это «. . .вегетативный орган, который соединяет между собой корень, листья и другие части растения в единое целое. Он является органом, имеющим верхушечный рост и радиальное строение» (с. 14). Процитируем высказывание по этому поводу Т. И. Серебряковой (1980): «. . .исходя из „триады“ нельзя сформировать у школьников правильное представление о строении изучаемого объекта, о соотношении целого и частей, о значении разных органов растения, например, почки. . ., нельзя правильно объяснить учащимся ход развития органов и приходится довольствоваться описанием их строения. При этом у школьников невольно создается ошибочное представление о ботанике как науке, занимающейся лишь простым описанием органов. Современная же морфология растений изучает закономерности развития структур в онтогенезе и филогенезе. И именно такой динамической наукой, изучающей не застывшие формы, а жизнь растений, ботаника и должна предстать перед пятиклассниками. Только тогда они поймут ее значение как части фундаментальной науки о жизни — современной биологии» (с. 14). Кстати, о необходимости введения в содержание школьного курса ботаники современной концепции о побеге говорилось и в упомянутой коллективной рецензии кафедры ботаники МГПИ им. Ленина на проект программы по биологии. Остается лишь поражаться, как невнимательно авторы «Справочных материалов» относятся к мнению журнала, издаваемого Министерством просвещения СССР!

В книге много ошибочных положений. Так, обсуждая строение клетки, авторы пишут: «Она (клетка. — *Б. М.*) имеет целлюлозную оболочку (мембрану), цитоплазму, в которой расположены органоиды. . .» (с. 6), хотя известно, что наличие прочной полисахаридной оболочки — характерная черта именно растительной клетки, отличающей ее от клетки животной. Оболочка придает клетке форму, прочность, защищает протопласт, и прежде всего плазмалемму, плотно прижатую к оболочке изнутри. Таким образом, оболочка никак не является синонимом мембраны.

Нет никакой четкости в вопросе о разделении функций между проводящими тканями. Мы читаем: «По клеткам проводящих тканей (сосуды древесины, ситовидные трубки) передвигаются вода и растворенные в ней вещества» (с. 7). На с. 10 авторы запутывают читателя: «Между всасывающей зоной и стеблем находится проводящая зона корня, по сосудам которой вода и растворенные минеральные соли из корня поступают в стебель и листья, а органические вещества, образовавшиеся в листьях, — в корень». Лишь на с. 16 применительно к стеблю древесного растения функции сосудов и ситовидных трубок разделены.

При описании строения семян однодольных и двудольных растений приведены не раз критиковавшиеся частные примеры (кстати, описанные нечетко), возведенные в ранг общих. Об этой ошибке говорилось в уже упомянутой статье Гуленковой и Никишова, и потому приведем одну цитату из работы Серебряковой (1977): «. . .ни в коем случае нельзя, ставя учащимся 5 класса вопрос о различиях семян однодольных и двудольных, иметь в виду ответ, характеризующий только различия бобовых и злаков («у двудольных нет эндосперма, у однодольных есть»!). Частный случай нельзя возводить в ранг признаков класса. . . Грубо ошибочная экстраполяция приводит к непоправимому психологическому эффекту. . .» (с. 58).

Совершенно неверно трактуют авторы конус нарастания, являющийся меристематической верхушкой побега. Они пишут: «Вегетативные, или листовые, почки имеют стеблевую и листовую часть и называются конусом нарастания» (с. 14).

Отмеченную Гуленковой и Никишовым распространенную ошибку школьников относительно подземной части растений авторы «закрепляют» иллюстрацией на с. 28, где рисунки корневых систем имеют подписи: «стержневой корень», «мочковатый корень».

Так же ошибочна морфологическая оценка папоротников; авторы пишут: «Ползучие или вьющиеся стебли называют корневищем» (с. 39).

Авторы проявляют поразительную некомпетентность в вопросах систематики растений. Так, поясняя бинарную систему К. Линнея, они пишут: «Например, *Solanum* (солянум) — род паслен, а *nigrum* (черный) — вид, читается так: «паслен черный» (с. 27). Совершенно очевидно, что *nigrum* никак не может быть видом, это лишь видовой эпитет, а видом является *Solanum nigrum*.

Авторы умудрились сделать ошибки в описании семейств, хотя рассматривают всего семь широко известных. Так, в цветках представителей семейства крестоцветных, по мнению авторов, 4 наружные тычинки более короткие, а две внутренние — длинные (хотя на самом деле наоборот), в формуле цветка показан пестик из одного плодолистика. Всем представителям розоцветных приписано срастание чашелистиков (!), а бобовым, если судить по приведенной формуле, — чашечка из свободных чашелистиков. Кроме того, в качестве примера декоративного бобового приведена. . . рябина (видимо, имелась в виду робиния). Плоды земляники названы плодиками-орешками, хотя нужно говорить о семянках. Авторские «новации» не миновали и семейство пасленовых, для которых, как и для крестоцветных, в формуле цветка указан пестик из одного плодолистика. Вообще семейства описаны неравноценно и очень фрагментарно.

Книга изобилует неверными, небрежными и даже совершенно анекдотическими формулировками, которые могли бы в равной мере достойно украсить отдел «Нарочно не придумаешь» журнала «Крокодил» и последнюю страницу «Литературной газеты». Приведем такие примеры. «В кожице (преимущественно в нижней части) (чего? — *Б. М.*) имеются многочисленные (более миллиона на листе липы) образования — устьица. . .» (с. 13). «. . .и семенное (половое) размножение, при котором формирование организма происходит из половых клеток (из спермиев тоже? — *Б. М.*) цветка» (с. 17). «Попав на влажную почву, у основания листочка развивается придаточная почка, из которой вырастает новое растение» (с. 18, по типу: «Подъезжая к станции, у меня слетела шляпа»). «Между ними расположены органы — архегонии, представляющие собой колбообразные образования с длинной узкой шапкой (!) и вздутым брюшком» (с. 37). «В период половодья или обильных дождей мужские клетки — сперматозоиды подплывают к женским, где происходит их слияние» (с. 37). «Из оплодотворенной зиготы (!). . .» (с. 37). «Он (спорогон. — *Б. М.*) покрыт волосистым колпачком, в котором образуются споры» (с. 37). «. . .но их (мхов. — *Б. М.*) развитие, особенно процесс оплодотворения, происходит в водной среде» (как у рыб? — с. 37). «После их слияния происходит процесс оплодотворения» (а что еще может быть? — с. 38). Приведем еще несколько цитат, которые не требуют комментариев: «Классы однодольных и двудольных растений объединяются в семейства» (с. 27), «совокупность популяций особей, способных к скрещиванию. . .» (с. 27), «От неправильного хранения гнилостные бактерии могут быть причиной порчи пищевых продуктов» (с. 32).

Ботанические вопросы в разделе «Общая биология» изложены не лучше, чем в разделе «Ботаника». Приведем несколько цитат: «На смену споровым растениям пришли более высокоорганизованные и приспособленные к произрастанию в условиях сухого климата семенные папоротники и голосеменные растения, у которых оплодотворение происходило вне воды» (с. 145). «Ширина двойной спирали 2 нм, длина несколько десятков и даже сотен микромикрон» (?, с. 154). «При оплодотворении (надо опылении. — *Б. М.*) пыльцевое зерно, попав на рыльце пестика, прорастает за счет своей вегетативной клетки, образуя пыльцевую трубку. В ней находятся два сперматозоида (надо спермия. — *Б. М.*). Проникая в зародышевый мешок через пыльцевход (пыльцевход располагается в покровах семяпочки. — *Б. М.*), один сперматозоид (надо спермий. — *Б. М.*) оплодотворяет яйцеклетку, а второй — диплоидное ядро зародышевого мешка» (с. 167) и т. д.

Разделы, посвященные фитоценологии и экологии, невелики по объему (соответственно 5 и 4 страницы). К счастью, здесь нет таких ошеломляющих стилистических несуразностей. Тем не менее уровень подачи материала ни в коей мере не может быть признан удовлетворяющим требованиям времени и тем задачам, которые ставятся перед «Справочными материалами». Авторы нечетко и с ошибками излагают явно устаревшие научные концепции 50-х годов.

В разделе «Растительные сообщества», например, написано о том, что растения не произрастают изолированно, а формируют «. . .естественные, исторически сложившиеся скопления, группировки, называемые растительными сообществами» (с. 42). Это определение уже содержит ошибку: к растительным сообществам в советской фитоценологии принято относить и агрофитоценозы (двумя страницами позже авторы скажут об этом), которые никак не подходят под категорию «исторически сложившихся». Далее авторы пишут «. . .фитоценоз. . . — закономерное сочетание растений, произрастающих совместно на однородном участке земной поверхности. . . это относительно устойчивая природная система» (с. 42). Это также неверно, так как в сложении растительных сообществ очень велика роль случайности, особенно в серийных сообществах, неустойчивых и преобладающих сегодня вследствие усиливающегося давления антропогенного пресса.

Нельзя говорить о богатстве или бедности флоры сообщества без указания каких-то пространственных придержек, так как мера видового разнообразия — это число видов на определенной площади. Сообщение о том, что в тропическом лесу 2000—2500 древесных видов, следовало бы конкретизировать площадью, на которой это разнообразие может быть выявлено, тем более что по последним данным тропический лес не самое богатое видами сообщество.

Сведения о ярусности (причем с указанием еще и подземной ярусности, «зеркально отражающей» надземную!) также даны чрезмерно категорично. Это свойство присуще далеко не всем сообществам и проявляется в наиболее выраженной форме только в лесах умеренной полосы. Нет четких ярусов не только в тропическом лесу, но и на лугу (Работнов, 1974).

Вовсе нет необходимости давать школьнику понятия об эдификаторах и синузиях (тем более, что синузии трактованы неверно и спутаны с микрогруппировками!).

Характеристика основных типов растительности написана подстать обзору семейств — небрежно и с ошибками. Сказано, например, что степи распространены на черноземных почвах и в настоящее время. . . сохранились только в заповедниках (!). Авторы, видимо, забыли о том, что существуют гигантские пространства степей Казахстана и Забайкалья на темнокаштановых и каштановых почвах. Да и в средней полосе европейской части СССР немало сохранившихся степных пастбищ в условиях неудобного для пахотного использования рельефа или на маломощных щебнистых почвах.

Ошибочно утверждение, что леса — зональный тип растительности. Это группа зональных типов растительности, и надо было сказать хотя бы несколько слов и о тропических лесах, субтропических зимне-зеленых лесах и т. д.

При рассмотрении «интразонального типа растительности» — болот — сказано о том, что болота бывают верховые и низинные. Но буквально через несколько строк авторы рассматривают эту весьма гетерогенную по экологии и ценологии группу сообществ как одну категорию и пишут: «Болотные растения имеют специфические особенности, позволяющие им жить на бедных, холодных и переувлажненных почвах» (с. 54). Но как в этом случае быть с растениями теплых эвтрофных (низинных) болот степной полосы?

Раздел «Основы экологии» отличается удивительно бедным содержанием, что досадно после выпуска издательством «Просвещение» еще в 1968 г. прекрасной популярной монографии Е. Одума «Экология».

Дана всего одна принципиальная схема трансформации энергии — от наземных растений к хищникам (по Одуму, трава — кролик — лисица), хотя нужно было бы несколько слов сказать и о системе «фитопланктон — зоопланктон — кит», и об особенностях цепи «трава — корова — человек» и упомянуть детритный вариант накопления энергии.

В трактовке понятия «биогеоценоз» авторы проявляют «новаторство», которое идет вразрез с представлениями о биогеоценозе автора этого понятия академика В. Н. Сукачева и его многочисленных последователей. Авторы понимают биогеоценоз как устойчивую экосистему (!) и вовсе не считаются с тем, что эти понятия различаются по объему; биогеоценоз — это определенный ранг экосистемы, границы которого совпадают с границами фитоценоза. Они пишут: «Такие устойчивые экологические системы называются биоценозами. Органические компоненты биоценоза неразрывно связаны с неорганическими — почвой, влагой, атмосферой, образуя вместе с ними устойчивую экосистему — биогеоценоз» (с. 188). А как же быть с большинством современных экосистем, которые как раз неустойчивы, скажем, вследствие того, что отклонены от равновесного состояния влиянием человека? В них нельзя выделять биогеоценозы?

Тщетно школьник будет искать в «Справочных материалах» хотя бы самые краткие сведения о таких фундаментальных концепциях экологии, без которых эта наука сегодня просто немыслима, как экологические ниши, основные типы стратегий организмов, понятия о популяциях и законах регуляции их численности, основные представления об особенностях сообществ и экосистем как непрерывных явлений. Все эти сведения школьнику совершенно необходимы, так как составляют основу экологического знания и позволяют выпускнику школы с должным пониманием участвовать в реализации системы природоохранительных мероприятий, зафиксированных в «Конституции СССР» (то, что авторы завершили пособие полным текстом статьи 18 из этого свода законов, является едва ли не единственным достоинством рассматриваемых разделов).

Вывод из рецензии может быть один: вопросы ботаники в «Справочных материалах» изложены на низком научном уровне, это пособие ни в коей мере не соответствует тем задачам, которые ставило перед ними издательство «Просвещение». Если согласиться с мнением А. Н. Сладкова (1984), который подготовил новое издание школьного учебника ботаники, в том, что «. . .всякий учебник неизбежно — пусть косвенно — оказывается и учебником того языка, на котором он написан. . .» (с. 43), то рассмотренные разделы «Справочных материалов» являются своеобразной «антиботанической энциклопедией» того, как не надо писать о растениях на русском языке.

Остается только поражаться безответственности редактора (и одного из авторов) Д. И. Трайтака и многочисленных рецензентов, рекомендовавших этот безусловный брак с тиражом свыше полумиллиона экземпляров к печати. Назовем их фамилии: член Методического управления МП СССР, кандидат биологических наук В. Б. Богорад, декан биолого-химического факультета МОПИ им. Н. К. Крупской, кандидат педагогических наук Г. Н. Мироненко, младший научный сотрудник Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, кандидат биологических наук А. В. Пескин, учитель биологии 343 школы г. Москвы И. Д. Кузьмина, учитель биологии 391 школы г. Москвы Т. И. Шкуратова.

Поскольку в уже упомянутом «анонсе» Н. В. Королева пишет о том, что «Биология» — это первая книга в ряду учебных пособий нового типа и будут выпущены подобные материалы по другим предметам, можно рекомендовать издательству «Просвещение» более строго подходить и к подбору авторов и к выбору рецензентов других пособий.

ЛИТЕРАТУРА

Гуленкова М. А., *Никишов А. И.* О некоторых типичных ошибках в знаниях абитуриентов, выявленных на вступительных экзаменах по биологии. — Биол. в школе, 1983, № 3, с. 50—53. — *Королева Н. В.* К выходу в свет нового учебного пособия «Биология. Справочные материалы. Учебное пособие для учащихся». — Биол. в школе, 1983, № 6, с. 68—69. — *Одум Е.* Экология. М.: Просвещение, 1968. 167 с. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Серебрякова Т. И.* К изучению строения семян на уроках ботаники. — Биол. в школе, 1977, № 3, с. 51—58. — *Серебрякова Т. И.* Современное представление о побеге и почке. — Биол. в школе, 1980, № 4, с. 8—14. — *Серебрякова Т. И.*, *Гупало П. И.* Является ли семя органом растения? — Биол. в школе, 1984, № 3, с. 15—17.— *Серебрякова Т. И.*, *Михалевская О. Б.*, *Васильева З. В.* и др. Повысить научный уровень курса ботаники. — Биол. в школе, 1979, № 1, с. 32—36. — *Сладков А. Н.* О новом издании учебника «Ботаника» для V—VI классов средней школы. — Биол. в школе, 1984, № 3, с. 41—44.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 10 VII 1984.

ХРОНИКА

УДК (063) : 58.12 : 631.175

ВСЕСОЮЗНОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ «РОЛЬ ДЫХАНИЯ В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ РАСТЕНИЯ»

(Чернигов, 13—17 V 1985)

THE ALL-UNION WORKSHOP «THE ROLE OF RESPIRATION IN THE PRODUCTION PROCESS OF PLANTS» (CHERNIGOV, MAY 13—17, 1985)

Всесоюзное рабочее совещание по теме было проведено Институтом физиологии растений АН УССР и Ленинградской секцией физиологии растений Всесоюзного ботанического общества. В работе совещания приняли участие 38 научных сотрудников — ведущих специалистов из Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института физиологии растений АН УССР, Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Института биологии Коми филиала АН СССР, Казанского института биологии КФ АН СССР, Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР, Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР, Института физиологии и биохимии растений и микроорганизмов АН СССР, Института астрофизики и физики атмосферы АН ЭССР, Института биологии Карельского филиала АН СССР, Научно-исследовательского института сахарной свеклы, Мелитопольского педагогического института, Лаборатории лесоведения АН СССР и других учреждений страны.

Выяснилось, что за 2 года, прошедшие со времени второго совещания, значительно возрос интерес к проблеме и расширился круг исследователей.

Особое внимание было уделено изучению дыхательного газообмена важнейших сельскохозяйственных культур в связи с их продуктивностью. Увеличился удельный вес исследований, проведенных на древесных растениях, широко используемых в народном хозяйстве. Успешно продолжается исследование дикорастущих растений различных климатических зон. Значительно активизировалось изучение вопросов онтогенетических изменений в соотношении составляющих темнового дыхания. Получен новый обширный материал по величинам коэффициентов дыхания роста и дыхания поддержания различных видов в различных экологических условиях.

Новым этапом в разработке проблемы явилось более широкое определение фондов ассимилятов и связи дыхания с белковым обменом.

Появились работы с детализацией путей расходования энергии, освобождающейся в процессе дыхания.

Совещание признало необходимым:

1. Считать основным направлением дальнейших исследований изучение роли дыхания в регуляции основных элементов продукционного процесса растения.
2. Признать целесообразным более широкое привлечение методов математического моделирования в исследование проблемы.
3. Считать перспективной разработку методических подходов к оценке роли цианидрезистентного поглощения кислорода в суммарном дыхании.
4. Поручить лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова разработать рекомендации по символике и терминологии показателей, используемых в исследованиях по данной проблеме.
5. Обратить внимание исследователей на достоверность различий определяемых величин.

Оргкомитет.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 561

РАБОТА СЕКЦИИ ПАЛЕОБОТАНИКИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1983—1984 ГГ.

N. S. SNIGIREVSKAYA. ON THE ACTIVITY OF THE SECTION OF PALAEOBOTANY IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1983—1984

Секция палеоботаники Всесоюзного ботанического общества была восстановлена по рекомендации VII съезда ВБО, проходившего в мае 1983 г. в Донецке. В июле 1983 г. был избран председатель секции — Н. С. Снигиревская, а в ноябре — ученый секретарь — М. А. Баранова. Большую помощь в организации заседаний оказала Е. В. Железкова, которая в ноябре 1984 г. была утверждена техническим секретарем секции.

Настоящий отчет освещает период с ноября 1983 по декабрь 1984 г., и одна из его задач состоит в том, чтобы оценить, насколько правомерным было восстановление секции палеоботаники, а также определить перспективы ее деятельности на будущее.

За отчетный период состоялось 10 заседаний секции, на которых было заслушано 12 докладов. Как правило, заседания проводили ежемесячно (кроме летних и первых двух осенних месяцев), в марте 1984 г. их было два. Минимальное число участников — 12, максимальное — 34 человека. Интерес к работе секции был значительным, заседания проходили при большой активности аудитории, нередко сопровождались продолжительными дискуссиями, что свидетельствует о потребности палеоботаников в систематическом общении и обсуждении вопросов, связанных как с современными методами палеоботанических исследований, так и с интерпретацией новых данных, полученных в последние годы в ходе ревизии ископаемых флор и таксонов.

В большинстве случаев поставленные доклады касались одновременно как фундаментальных вопросов палеофлористики и систематики ископаемых растений, так и использования палеоботанических данных для решения практических задач геологии. Хорошо известно, что датировка и расчленение (методом корреляции) континентальных толщ по данным изучения ископаемых флор является важным разделом работ палеоботаников и определяет их выход в практику народного хозяйства в связи с поиском и разведкой полезных ископаемых.

Два заседания были мемориальными: одно было посвящено 30-летию со дня смерти выдающегося советского ученого члена-корреспондента АН СССР академика АН УССР профессора А. Н. Криштофовича, второе — памяти известного исследователя мезозойских флор, члена Британского королевского общества профессора Тома М. Харриса. На двух заседаниях рассматривали вопросы охраны палеоботанических объектов и порядок их оформления в качестве государственных памятников природы.

Большинство заседаний прошло совместно с секцией палеоботаники Всесоюзного палеонтологического общества (ВПО) и научными семинарами лаборатории палеоботаники и Музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Одно заседание было проведено совместно с секцией флоры и растительности, в которую до восстановления секции палеоботаники входили специалисты, исследующие ископаемые флоры. Однако следует заметить, что проблемы, волнующие палеоботаников, оказались достаточно далекими от интересов необотаников. По существу большинство заседаний не привлекло внимания флористов и систематиков, что, по-видимому, свидетельствует о правильности выделения самостоятельной секции палеоботаники. Объект изучения палеоботаников очень специфичен, требует особых методов и подходов. Задачи, решаемые специалистами этой области ботаники, существенно отличаются от задач исследования современных флор и растительности.

На первом заседании секции, посвященном памяти А. Н. Криштофовича, был заслушан доклад **И. А. Ильинской** (БИН) «О тургайской флоре СССР». Результаты многолетних флористических и палеонтологических исследований в Закарпатской обл. Украины, в Зайсанской впадине Восточного Казахстана и Центральной Якутии (Мамонтова Гора) показали богатство систематического состава тургайской флоры и разнообразие ее флористических комплексов в пределах одного флороносного горизонта и свиты, а также своеобразие отдельных флористических провинций на фоне значительной общности флоры для всей территории СССР. Были обсуждены некоторые вопросы, связанные со становлением, эволюцией и миграцией отдельных элементов тургайской флоры.

Г. В. Делле (БИН) в докладе «Т. М. Харрис — выдающийся исследователь мезозойских флор» отметила огромный вклад этого известного ученого в познание флоры и растительности мезозойского периода. С полным правом он был назван создателем мировой школы мезозойской палеоботаники. Особо было подчеркнуто значение работ Харриса для популяризации и широкого применения анатомического метода в палеоботанических исследованиях. Была организована небольшая выставка работ Харриса.

Н. С. Снигиревская (БИН) в докладе «Значение палеоботанических исследований угольных почек для познания флоры среднего карбона Донбасса» показала значение анатомических исследований окаменелых торфов, известных под названием угольных почек, или колбо+ллов, в каменных углях Донбасса для классификации и реконструкции растений, которые были исходными для их образования. Прекрасная сохранность растительных тканей позволила изучить тончайшие детали в строении вымерших растений карбона и продемонстрировать основные направления морфологической эволюции высших растений в палеозое. Доклад сопровождался показом цветных диапозитивов, сделанных с анатомических препаратов.

С. Г. Жилин (БИН) в докладе «О методах палеофлористики» вновь поднял важный вопрос о значении точно датированных, имеющих значение эталонных палеофлор для установления возраста недатированных палеофлор. В англоязычной литературе эталонные флоры именуются standard flora. Наилучшие результаты, по мнению С. Г. Жилина, дает установление в районе исследования системы эталонных флор, т. е. сочетания вертикальной серии эталонных флор (две и более флоры, характеризующие соседние ярусы, без пропусков) и горизонтального ряда эталонных флор для каждого из ярусов (две и более флоры одного возраста, различающиеся по составу). Альтернативные члены вертикальной серии могут иметь значительные отличия от облигатных членов (своего стратиграфического уровня).

На одном из заседаний были заслушаны доклады французских палеоботаников Страсбургского геологического института **J. Doubinger** и **L. Grauvogel-Stamm**, которые посетили лабораторию палеоботаники БИН в 1984 г. по программе двустороннего советско-французского международного сотрудничества. Хорошо известная палеопалинолог Doubinger доложила о «Проблемах корреляции пермских отложений Западной и Восточной Европы на основании изучения палеофлор». Она продемонстрировала интересный материал по спорам и пыльце, проведя, в частности, детальное сопоставление верхнепермских комплексов Франции и Донецкого бассейна. Доклад сопровождался прекрасными цветными диапозитивами спор и пыльцы, снятыми с препаратов. Grauvogel-Stamm в докладе «Триасовая флора вольтциевых песчаников» познакомила с результатами ревизии этой знаменитой флоры. Эта ревизия проделана ею на основании новых материалов с применением анатомического метода. Особенно интересны ее находки травянистых хвойных и новая реконструкция схизоневры. Исследование Grauvogel-Stamm является прекрасным образцом всестороннего анализа флоры с широким применением современных методов исследования. Доклад также был иллюстрирован цветными диапозитивами, которые сделали материал колористически очень выразительным и легко запоминающимся.

Н. Г. Гохтуни (Ботанический институт АН АрмССР, Ереван) в докладе «Палеоботанические исследования в Армении» рассказала о состоянии работ по изучению флоры и растительности мезозоя и третичного периода на территории республики как в системе Академии наук, так и в геологических учреждениях. По мнению докладчика, работы в области палеоботаники ведутся недостаточно широко. С другой стороны, в Армении много сделано для охраны палеоботанических объектов, в частности многие из них внесены в республиканскую «Красную книгу».

В докладе «Плиоценовые флоры европейской части СССР» **П. И. Дорофеев** (БИН) на основании многолетних палеокарпологических исследований детально охарактеризовал флоры плиоцена из многочисленных местонахождений в интервале времени от мэотиса до эпохи миндельского (=окского) оледенения. Автор показал, что лесная мэотическая флора

Одессы частично была унаследована от более древней также миоценовой флоры средней полосы Русской равнины и Сибири, а также обогатилась древнесредиземноморскими элементами. В целом она уже довольно близка плиоценовым флорам. Флора раннего понта крайнего юго-запада европейской части СССР (например, Одессы и Молдавии) характеризуется некоторой экзотичностью и отличается от среднерусских плиоценовых флор. Наиболее древние из известных в центре Русской равнины ранне-среднеплиоценовые флоры Воронежской обл. отличаются от мэотической и понтической флор. Средне- и позднеплиоценовые флоры известны из Липецкой, Рязанской, Ростовской и Тамбовской областей, Белорусской ССР, Литовской ССР, Татарской АССР, Башкирской АССР. Особый интерес представляет южная, очень своеобразная флора Матанова Сада в Ростовской обл. Она характеризует безлесную растительность с преобладанием типичных плиоценовых травянистых растений, в том числе не известных для средней полосы Русской равнины — *Salvinia tanaitica* Dorof., *Demasanium alisma* Mill., *Cyperus longus* L., *Capparis*, *Cleome*, *Kasteletskya nikitinii* Dorof., а также древесные формы, произраставшие в речных долинах, например *Salix*, *Betula*, *Morus tanaitica* Dorof., *Rubus*, *Ampelopsis*.

Е. А. Ананова (Ленинградский государственный гидрологический институт) в докладе «Основные особенности фитогеографии внетропических широт северного полушария в период климатического оптимума миоцена» впервые попыталась обобщить тот огромный палеопалинологический материал, который накоплен к настоящему времени для данного отрезка геохронологической шкалы. На основании этого обобщения автор подошла к проблеме корреляции континентальных и морских осадков обширной территории северного полушария. Была предложена схема ботанико-географического районирования для второй половины раннего миоцена—начала среднего миоцена. Во внетропических широтах выделены две зоны растительности — смешанные мезофильные и пребореальные леса с несколькими провинциями в каждой зоне.

В процессе дискуссии было выражено пожелание более тесных научных контактов между палеопалинологами и палеоботаниками, исследующими преимущественно крупные остатки растений. Это представляется возможным осуществить, в частности, путем организации совместных заседаний секций палинологии и палеоботаники.

В конце декабря 1984 г. состоялся доклад **Н. В. Гурьева**, аспиранта лаборатории палеоботаники БИНа, «Важнейшие виды среднесарматской флоры окрестностей г. Крымска (Северный Кавказ)». Докладчик изложил результаты монографической обработки флоры, а также анатомического исследования большинства входящих в ее состав видов. Применение эпидермально-кутикулярного метода с использованием не только светового, но также электронного сканирующего микроскопов позволило автору охарактеризовать строение эпидермы и устьичного аппарата листьев и уточнить определения и родственные связи целого ряда представителей семейств лавровых и мирзиновых.

На двух заседаниях рассматривали вопросы охраны палеоботанических объектов. Было высказано единодушное мнение о необходимости организации работ по заповедыванию местонахождений ископаемых флор, в первую очередь находящихся под угрозой уничтожения. Принято решение составить список местонахождений, нуждающихся в охране, в целях разработки мер по оформлению их в качестве государственных памятников природы.

По ходатайству секции палеоботаники Президиум ВБО утвердил чтения в память А. Н. Криштофовича, которые будут проводиться раз в три года. В ноябре 1985 г. состоялись первые чтения, посвященные 100-летию со дня рождения А. Н. Криштофовича.

Н. С. Снигиревская.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 II 1985.

CONTENTS

Page

Dorofeev P. I. On the Late Pliocene flora from the Moisseevo village in the south of Tambov Region . . . 3

Kahlke H. D., Ukraintseva V. V. Late Pliocene flora, vegetation and fauna from the south of Thüringen (Zuhl district) . . . 16

Kirsta Yu. B. The model of plant productivity for monitoring of desert ecosystems . . . 23

Kositsyn A. V., Igoshina T. I. The effect of lead on carbonic anhydrase of *Aster alpinus* (*Asteraceae*) populations differented in tolerance to lead . . . 34

COMMUNICATIONS . . . 42

Zhukova P. G. The karyotypes of three species of the genus *Papaver* (*Papaveraceae*) from the north-east of Asia. (42). — **Khvedynich O. A., Petrik S. A.** Dynamics of ribonucleic acid accumulation in pollen grains. (47). — **Melnik V. I.** Distribution and modern condition of *Daphne cneorum* (*Thymelaeaceae*) in the Ukraine. (52). — **Antonova N. N., Petrovsky V. V.** *Stellaria longipes* (*Caryophyllaceae*) and its allies in the north-east of Asia. (57). — **Gromov B. V., Gavrilova O. V.** Ultrastructure of zoospores in the unicellular alga *Bracteacoccus minor* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*). (66). — **Buligin N. E., Lovelius N. V., Firsov G. A.** Bioecological peculiarities of species of the genus *Acer* (*Aceraceae*), cultivated in Leningrad, and the changes of climate. (71). — **Sheremetiev S. N.** About regulation of water relations in plants of Transaltai Gobi in Mongolia. (78). — **Boiko M. F., Gorlova N. I.** I. K. Pachosky's herbarium from Kherson Museum of local lore. (85).

NEW TAXA . . . 87

Korkischko R. I. A new species of the genus *Viola* (*Violaceae*) from Primorye Region. (87). — **Kalenichenko M. G.** New species of *Koeleria* (*Poaceae*) from the alliance *Koeleria cristata*. (90). — **Averyanov L. V.** Taxonomical and nomenclatural changes in the genus *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). (92).

FLORISTIC FINDINGS . . . 94

Zhukova A. L. *Apotreubia nana* in the Soviet Union. (94). — **Bossek P. Z.** On new and rare plants of the Bryansk Region. (98).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD . . . 102

Safarov I. S. Rare and vanishing species of the Eastern Transcaucasian dendroflora and their protection. (102). — **Sergienko V. G.** On the conservation of marl outcrop flora in the Mezen River valley. (103).

CHROMOSOME NUMBERS . . . 113

Friesen N. W. Chromosome numbers of the representatives of the family *Alliaceae* from Siberia. (113). — **Krasnikov A. A.** Chromosome numbers of *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*) from Kurgan, Omsk and Tumen Regions. (115). — **Krasnikov A. A., Schaulo D. N.** Chromosome numbers of some representatives of the families *Apiaceae* and *Ranunculaceae* from the south of Siberia. (116).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY . . . 118

Kononov K. E., Mirkin B. M. *T. A. Rabotnov.* Grass-land science. 1984. (118). — **Sviazeva O. A.** *S. Prister.* Trees and shrubs of Europe. 8-lingual dictionary. 1983. (121). — **Yakovlev G. P.** *J. Unk.* A bab Phaseolus vulgaris. 1984. (123). — **Mirkin B. M.** *D. I. Traitak*, *N. I. Klinkovskaya*, *V. A. Karyenov*, *S. I. Baluyev.* Biology, reference materials. A textbook for pupils. 1983. (124).

CHRONICLE . . . 130

The All-Union workshop «The role of respiration in the production process of plants» (Chernigov, May 13—17, 1985). (130).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY . . . 131

Snigirevskaya N. S. On the activity of the Section of Palaeobotany in the All-Union Botanical Society in 1983—1984. (131).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Дорофеев П. И. О позднеплиоценовой флоре села Моисеево на юге Тамбовской области . . . 3

Кальке Х. Д., Украинцева В. В. Позднеплиоценовая флора, растительность и фауна юга Тюрингии (округ Зуль, ГДР) . . . 16

Кирста Ю. Б. Модель продуктивности растительности для мониторинга пустынных экосистем . . . 23

Косицин А. В., Игошина Т. И. Действие свинца на карбоангидразу различающихся по устойчивости к нему популяций *Aster alpinus* (*Asteraceae*) . . . 34

СООБЩЕНИЯ . . . 42

Жукова П. Г. Кариотипы трех видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. (42). — **Хведынич О. А., Петрик С. А.** Динамика накопления РНК в пыльцевых зернах. (47). — **Мельник В. И.** Распространение и современное состояние *Daphne cneorum* (*Thymelaeaceae*) на Украине. (52). — **Антонова Н. Н., Петровский В. В.** *Stellaria longipes* (*Caryophyllaceae*) и ее сородичи на северо-востоке Азии. (57). — **Громов Б. В., Гаврилова О. В.** Ультраструктура зооспор одноклеточной водоросли *Bracteacoccus minor* (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*). (66). — **Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А.** Биоэкологические особенности видов рода *Acer* (*Aceraceae*), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата. (71). — **Шереметьев С. Н.** К вопросу о регуляции водного режима растений в условиях Заалтайской Гоби МНР. (78). — **Бойко М. Ф., Горлова Н. И.** Гербарий И. К. Пачоского в Херсонском краеведческом музее. (85).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 87

Коркишко Р. И. Новый вид рода *Viola* (*Violaceae*) из Приморского края. (87). — **Калениченко М. Г.** Новые виды рода *Koeleria* (*Poaceae*) из родства *Koeleria cristata* (90). — **Аверьянов Л. В.** Таксономические и номенклатурные изменения в роде *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). (92).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 94

Жукова А. Л. *Apotreubia nana* в Советском Союзе. (94). — **Босек П. З.** О новых и редких растениях Брянской области. (98).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА . . . 102

Сафаров И. С. Редкие и исчезающие виды дендрофлоры Восточного Закавказья и их охрана. (102). — **Сергиенко В. Г.** К охране флоры выходов мергелей в долине реки Мезень. (108).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 113

Фризен Н. В. Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири. (113). — **Красников А. А.** Числа хромосом *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*) из Курганской, Омской и Тюменской областей. (115). — **Красников А. А., Шауло Д. Н.** Числа хромосом некоторых представителей семейств *Apiaceae* и *Ranunculaceae* юга Сибири. (116).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 118

Кононов К. Е., Миркин Б. М. *Т. А. Работнов.* Луговедение. 1984. (118). — **Связева О. А.** *С. Пристер.* Деревья и кустарники Европы. Восьмиязычный словарь. 1983. (121). — **Яковлев Г. П.** *Я. Унк.* Фасоль. 1984. (123). — **Миркин Б. М.** *Д. И. Трайтак*, *Н. И. Клинковская*, *В. А. Карьенов*, *С. И. Балуев.* Биология. Справочные материалы. Учебное пособие для учащихся. 1983. (124).

ХРОНИКА . . . 130

Всесоюзное рабочее совещание «Роль дыхания в продукционном процессе растения» (Чернигов, 13—17 V 1985). (130).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ . . . 131

Снигиревская Н. С. Работа секции палеоботаники Всесоюзного ботанического общества в 1983—1984 гг. (131).

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Е. А. Гинстлинг* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 9.10.85. Подписано к печати 22.10.85. М-18519. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.60
Усл. кр.-отт. 13.04. Уч.-изд. л. 15.15. Тираж 2479. Тип. зак. 887.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
Ленинградское отделение, 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

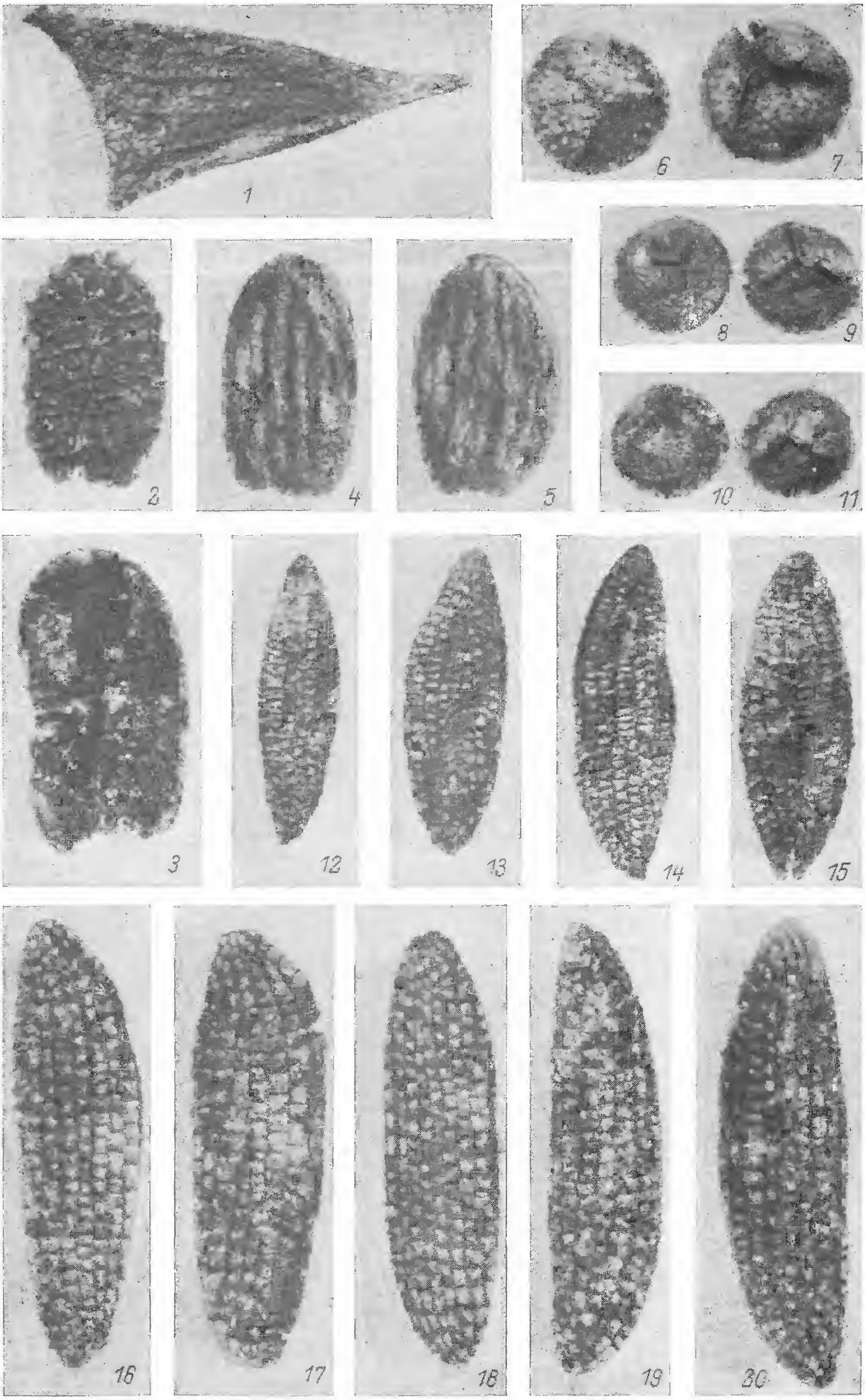


Таблица I.

1—3 — *Damasonium alisma* (*1* — плодик, ×10; *2*, *3* — семена, ×20); *4*, *5* — *Luronium natans*, плоды, ×15; *6*, *7* — *Selaginella selaginoides*, мегаспоры, ×30; *8—11* — *Selaginella* cf. *borysthenica*, мегаспоры, ×30; *12—15* — *Caulinia minima*, семена, ×30; *16—20* — *Caulinia foveolatiformis*, семена, ×30.

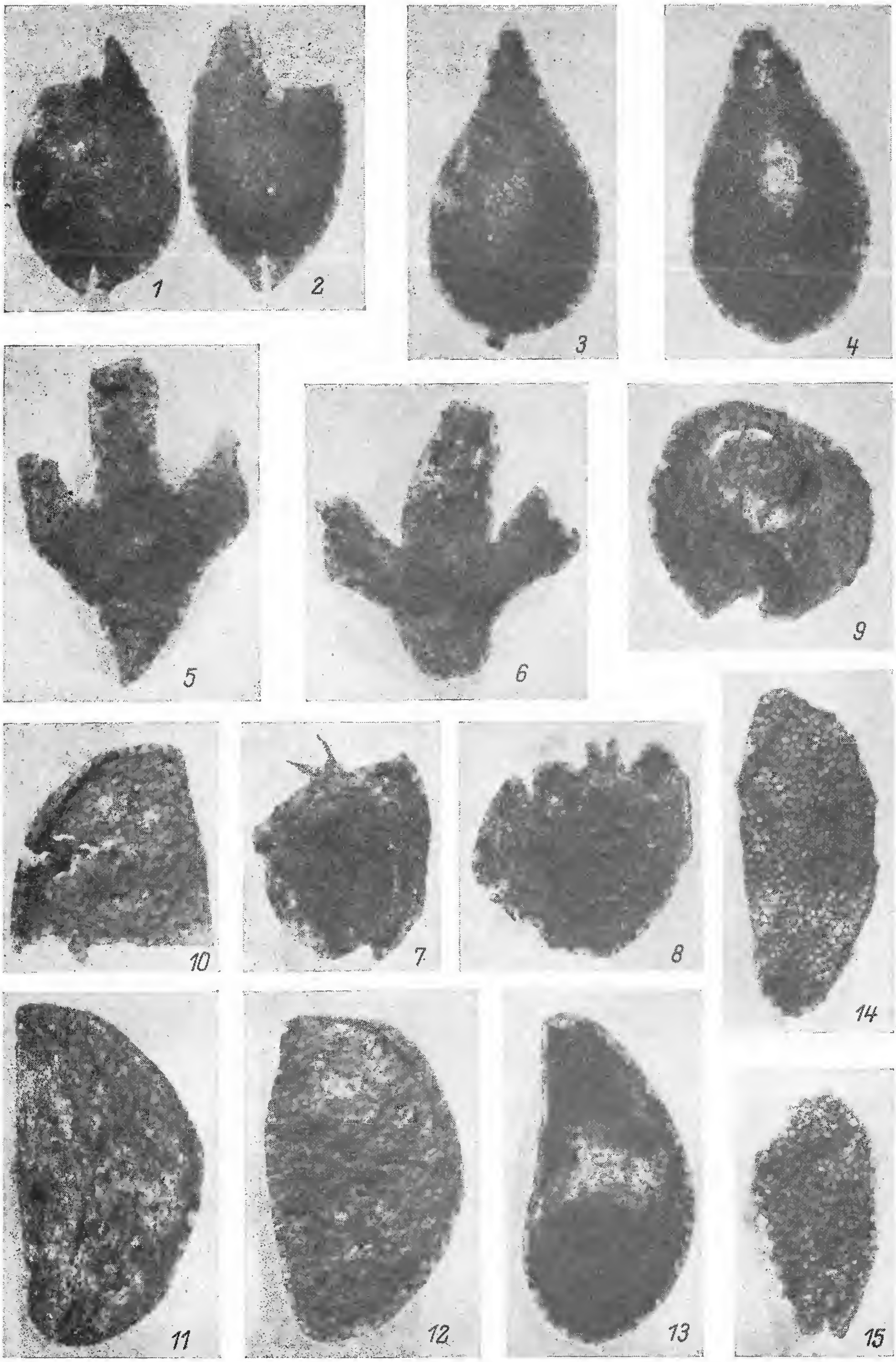


Таблица II.

1—4 — *Daphne julia*, семена, ×15 (*1—3* — ископаемые; *4* — современное из Курской обл.); *5—8* — *Betula humilis* (*5*, *6* — чешуи; *7*, *8* — плоды, ×20); *9* — *Euryale* sp., верхушка семени, ×15; *10—12* — *Eleutherococcus uralense*, эндокарпы, ×10; *13* — *Physocarpus* cf. *intermedius*, семя, ×20; *14*, *15* — *Weigela bashkirica*, семена, ×20.

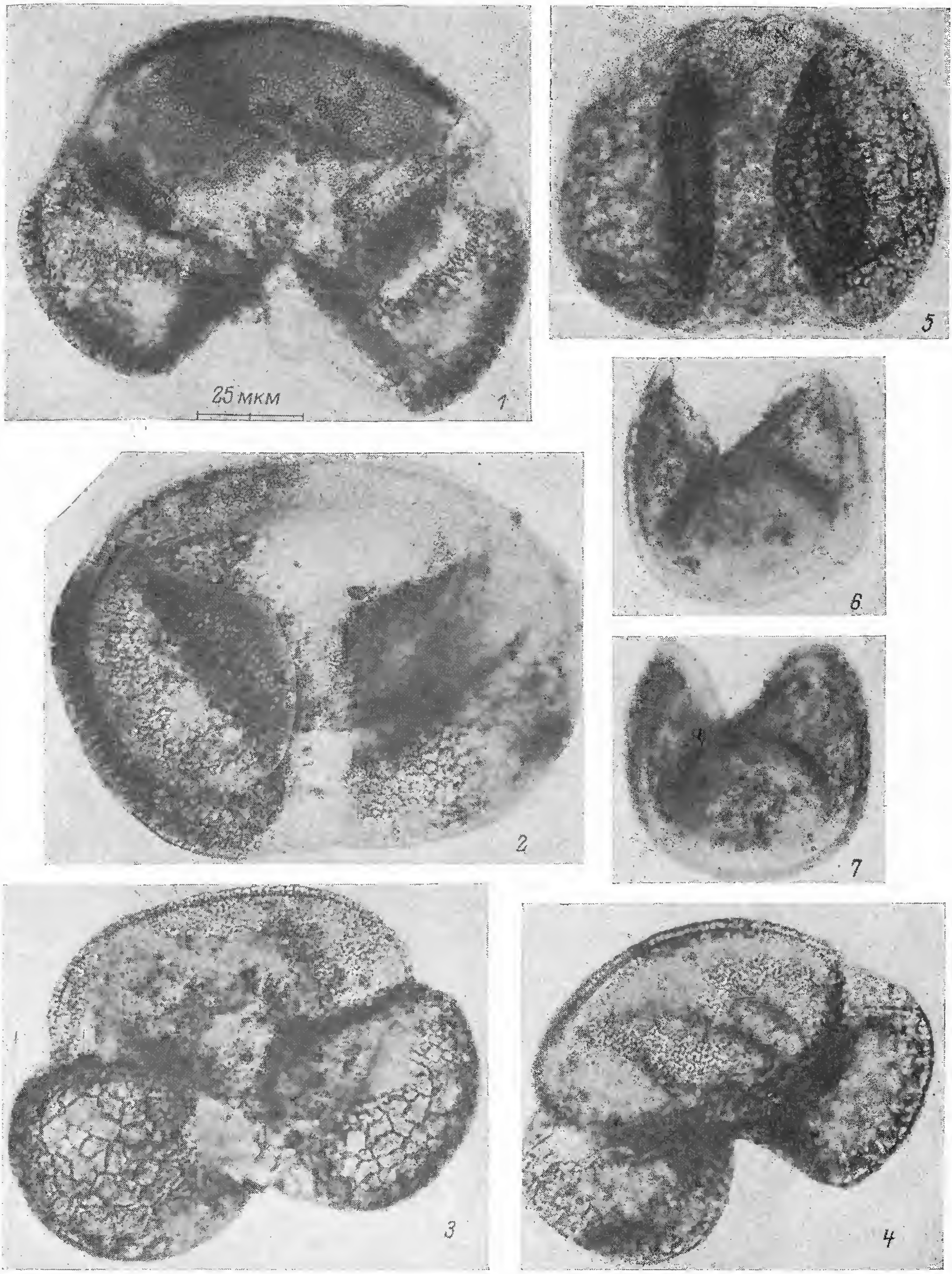


Таблица I.

1 — Picea omorica, 2 — P. abies, 3 — Pinus cf. *mugo, 4 — Pinus* cf. *spinosa, 5 — P. cembra* s. l.; *6, 7 — Taxodiaceae—Cupressaceae* (?) gen., ×1000.

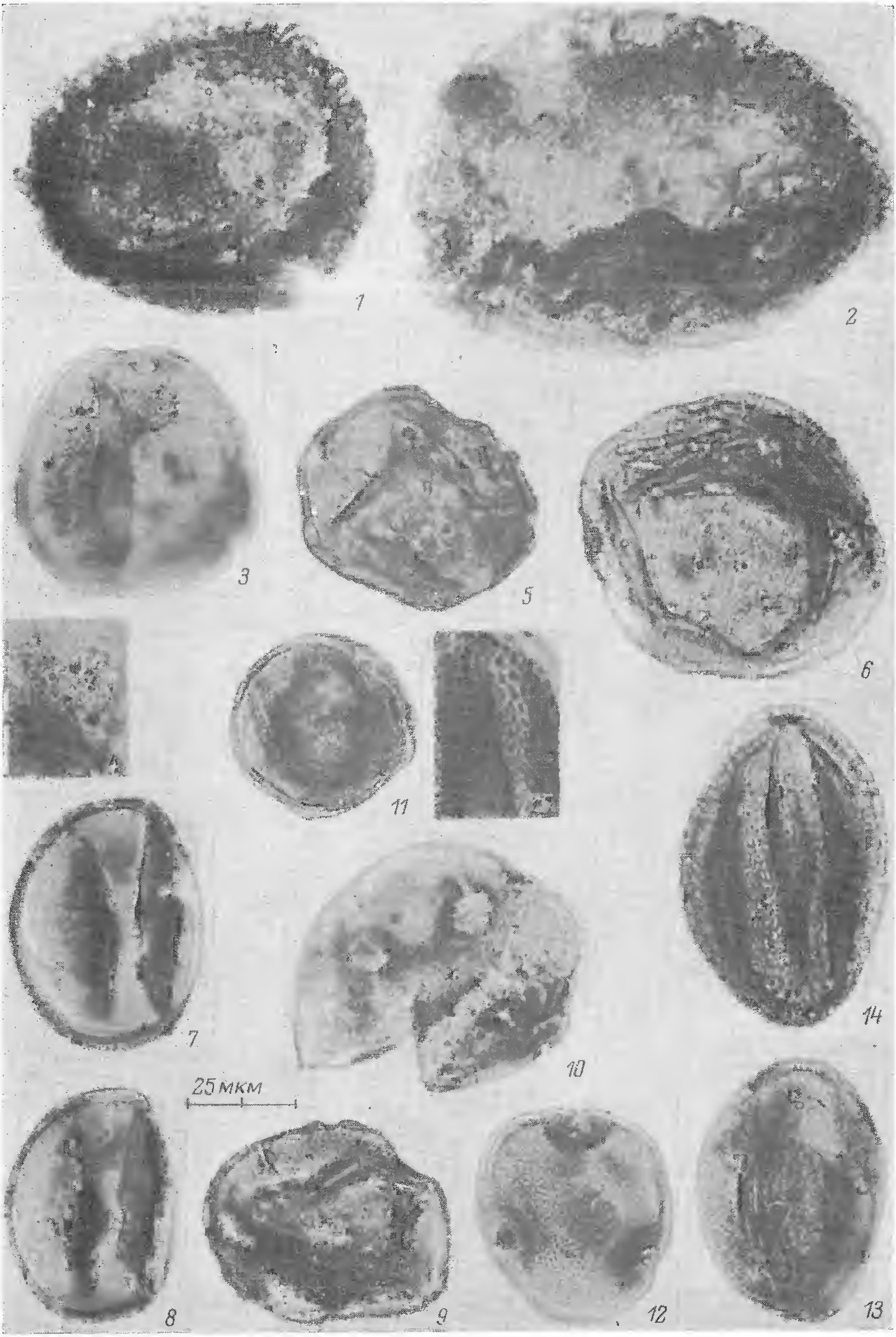


Таблица II.

1 — *Tsuga canadensis*; *2* — *Tsuga* cf. *diversifolia*; *3* — *Carya* sp.; *4* — то же, деталь скульптуры; *5* — *Pterocarya* sp.; *6* — *Magnolia* cf. *grandiflora*; *7*, *8* — *Eucommia ulmoides*; *9* — *Carpinus betulus*: *10* — *Fagus sylvatica*; *11* — *Fagus* sp.; *12* — *Tilia platyphyllos*; *13* — *Vitis sylvestris*; *14* — *Partenocissus quinquifolia*; *15* — то же, деталь скульптуры, ×1000.

К с. 19

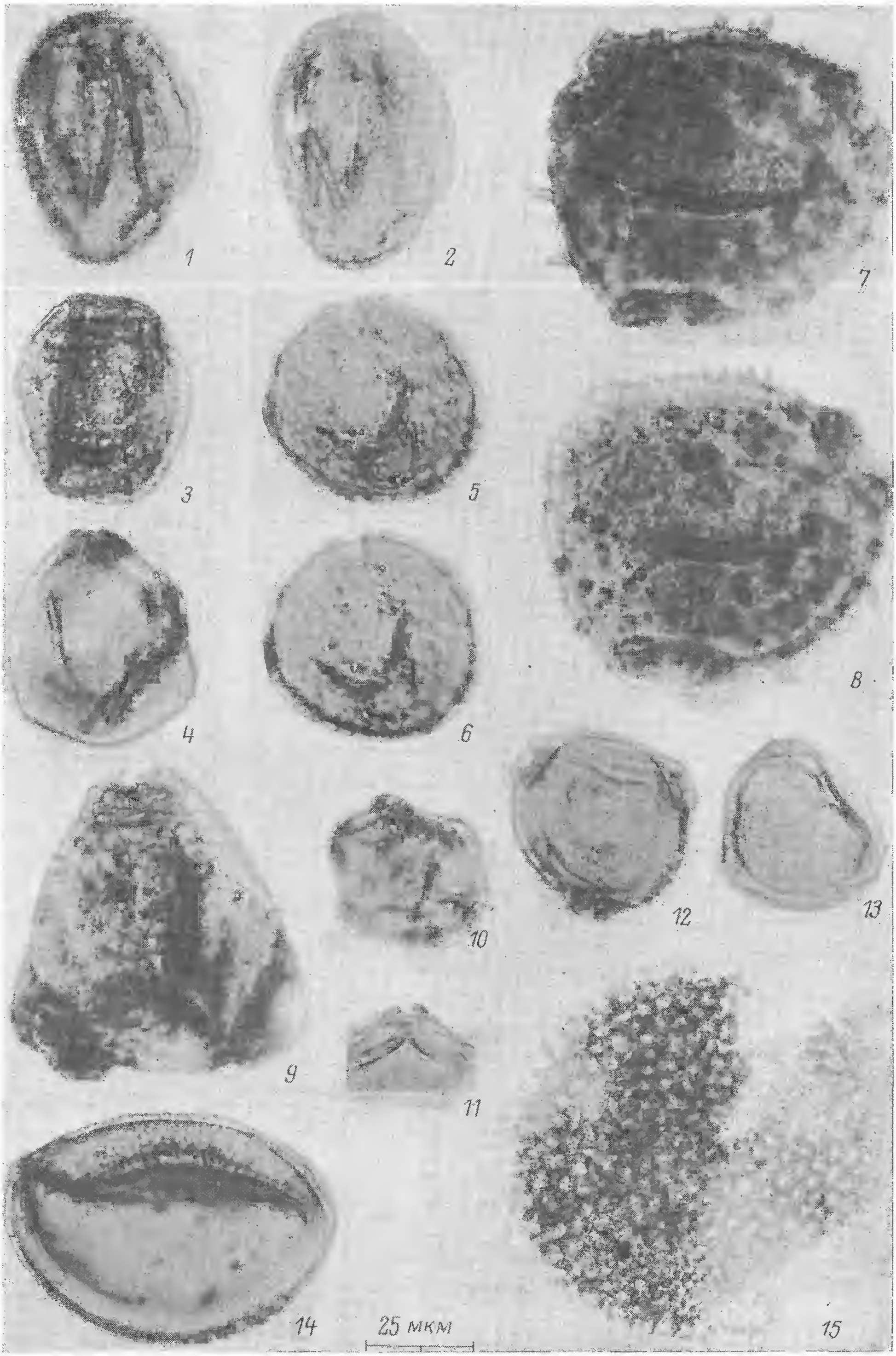
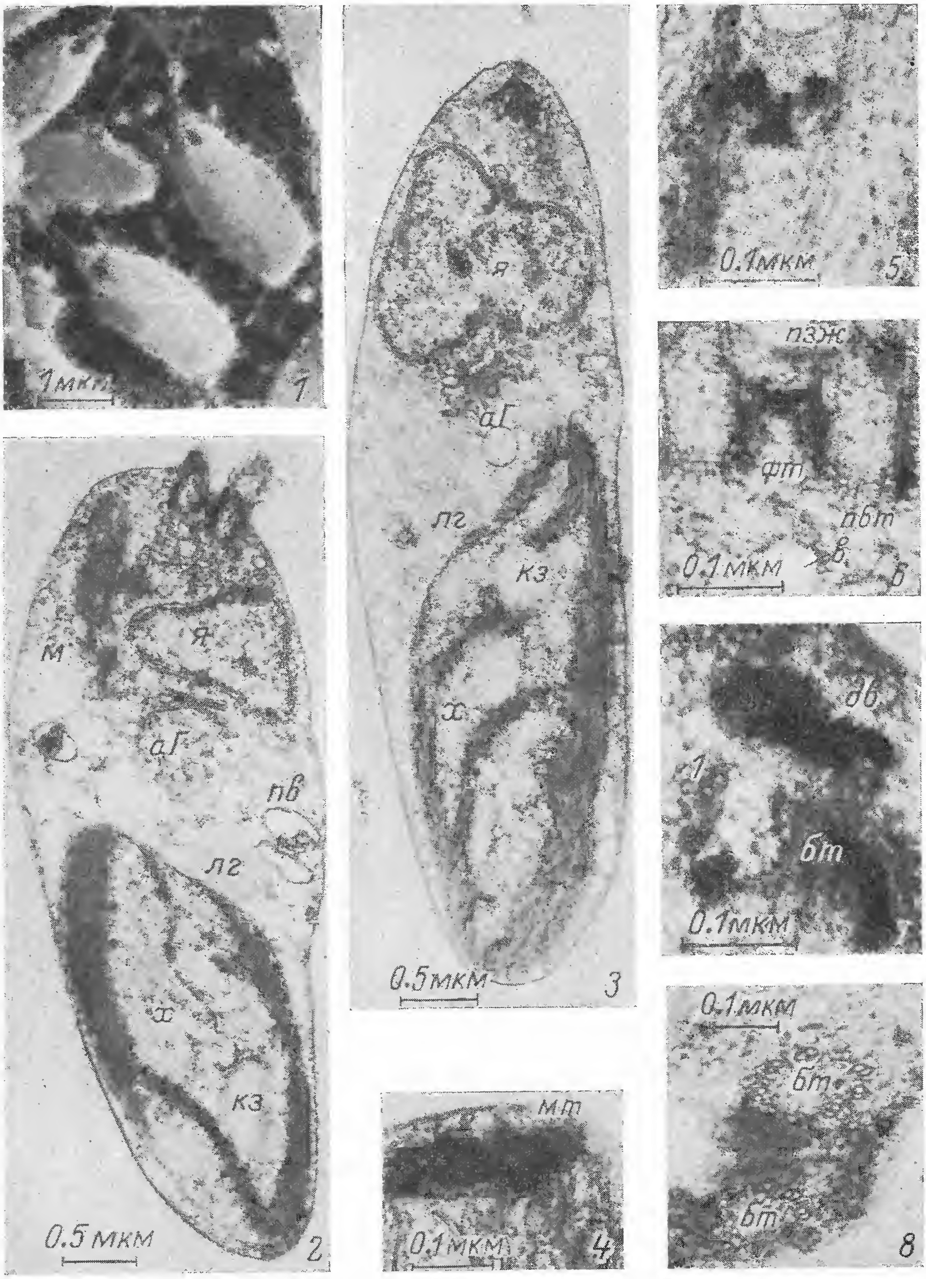


Таблица III.

1, 2 — *Quercus* sp.; *3* — *Quercus* cf. *robur*; *4* — *Myrica gale* (=*Gale palustris*); *5, 6* — *Ulmus* sp.; *7, 8* — *Diervilla* cf. *japonica*; *9* — *Weigela* sp.; *10, 11* — *Alnus* sp.; *12* — *Alnus* sp. ex sect. *Betula*; *13* — *Betula* sp. ex sect. *Fruticosae*; *14* — *Brasenia purpurea*; *15* — *Geranium sanguineum*, ×1000.

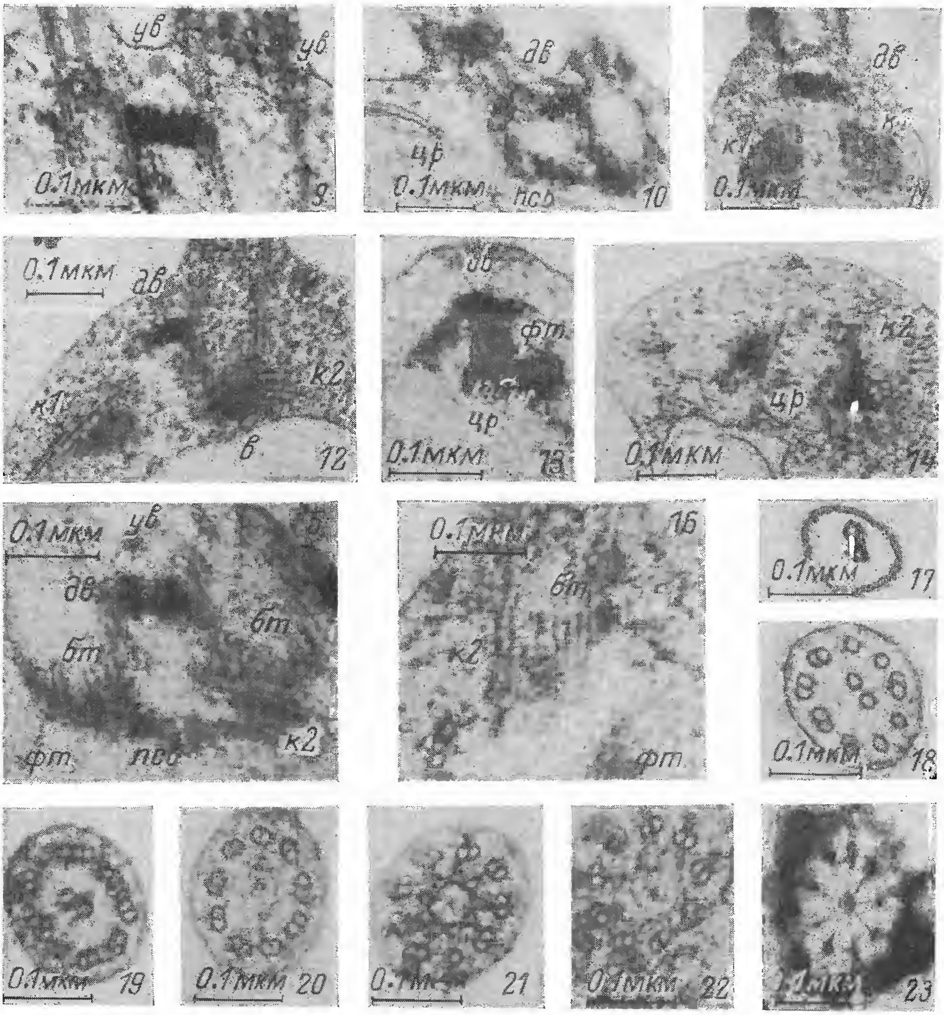
К ст. Б. В. Громова, О. В. Гавриловой, с. 67



Таблица

1 — зооспоры Bracteacoccus minor, СМ, напыление золотом; *2* — срез зооспоры в плоскости, параллельной базальным телам; *3* — то же в плоскости, перпендикулярной плоскости базальных тел; *4* — срез участка хлоропласта со стигмой, видны микротрубочки; *5* — срез через базальные тела, видны три элемента дистального соединительного волокна; *6* — срез в плоскости базальных тел, видно дистальное соединительное волокно и связанные с ним фибриллярные тяжи; *7* — косой срез через дистальное соединительное волокно, видны субъединицы этого волокна; *8* — поперечный срез клетки в области базальных тел на уровне дистального соединительного волокна.

Здесь и во второй части таблицы: *бт* — базальное тело; *в* — сократительная вакуоль; *аГ* — аппарат Гольджи; *дв* — дистальное соединительное волокно; *кз* — крахмальное зерно; *к1* — микротрубочковый корешок первого типа; *к2* — микротрубочковый корешок второго типа; *лг* — липидная глобула; *м* — митохондрия; *мт* — микротрубочки; *пбт* — проксимальная часть базального тела; *псв* — проксимальное соединительное волокно; *пзж* — переходная зона жгутика; *пв* — полифосфатное включение; *ув* — упоры волокон, соединяющие базальные тела с плазмалеммой; *фт* — фибриллярный тяж; *х* — хлоропласт; *цр* — цистерны цитоплазматического ретикулума; *я* — ядро.



9 — срез в плоскости, параллельной базальным телам, видно дистальное соединительное волокно, упоры и волокна, соединяющие микротрубочки базального тела с упорами; *10* — срез, прошедший под углом к плоскости базальных тел, видны дистальное и проксимальное соединительные волокна; *11* — срез, прошедший в плоскости микротрубочковых корешков первого типа, виден связанный с ними плотный для электронов материал; *12* — срез через базальное тело и микротрубочковые корешки первого и второго типов; *13* — срез, прошедший между двумя базальными телами; видны поперечный срез дистального соединительного волокна, плотный для электронов материал, ассоциированный с микротрубочковыми корешками первого типа, и тяжи, соединяющие дистальное соединительное волокно с проксимальной областью базального тела; *14* — косой срез через основание базального тела, виден микротрубочковый корешок второго типа; *15* — косой срез через базальные тела, захвативший дистальное и проксимальные волокна и микротрубочковый корешок второго типа; *16* — срез через базальное тело, видны фибриллярный тяж и микротрубочковый корешок второго типа; *17—23* — поперечные срезы аксонемы жгутика и базального тела на разных уровнях: *17*, *18* — дистальная часть аксонемы с редуцированными микротрубочками, *19* — средняя часть аксонемы, *20* — срез жгутика перед переходной зоной, *21* — звездчатая структура переходной зоны, *22* — дистальная часть базального тела, *23* — колесовидная структура в проксимальной части базального тела.

К ст. Х. Д. Кальне, В. В. В. Украинцевой, с. 20

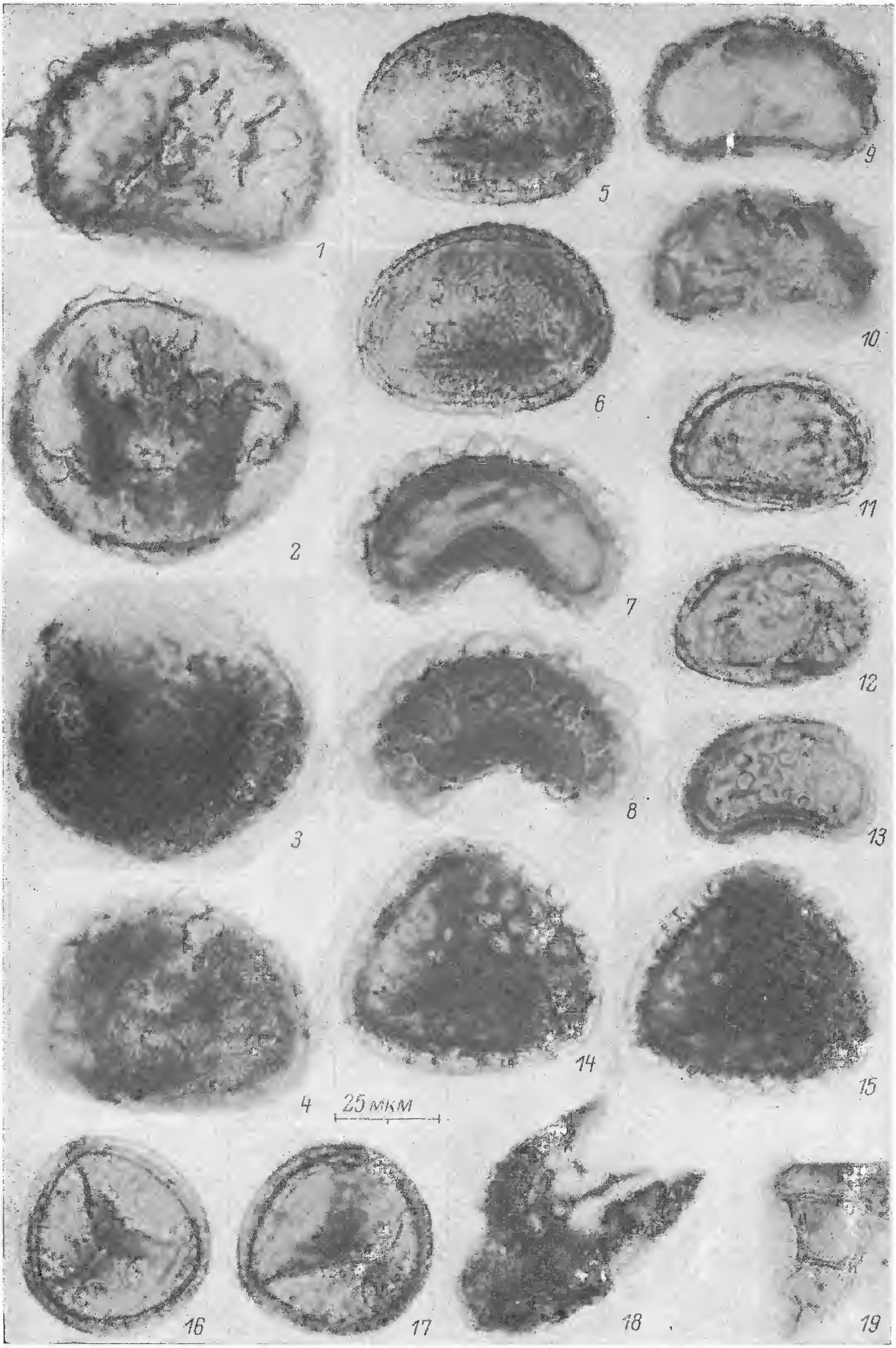


Таблица IV.

1 — Cystopteris fragilis; 2, 3 — Polypodiacae gen.; *4 — Polystichum* sp.; *5, 6 — **Woodsia*** cf. *manchuriensis; 7, 8 — Polypodium* sp.; *9, 10 — Athyrium* sp.; *11—13 — Cystopteris* sp.; *14, 15 — Lycopodium* cf. *annotinum; 16 — Sphagnum* sp.$_1$; *17 — Sphagnum* sp.$_2$; *18, 19 — Sporites* sp., ×1000.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 1, 1—136